Das Hungern des Cambiums und das Aussetzen der Jahrringe.

Mit 28 Abbildungen.

Inaugural-Dissertation

der hohen Staatswirtschaftlichen Fakultät

der

K. B. Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt von

Konrad Rubner,

Forstpraktikant aus Regensburg.

Das Hungern des Cambiums und das Aussetzen der Jahrringe.

Mit 28 Abbildungen.

Inaugural-Dissertation

der hohen Staatswirtschaftlichen Fakultät

der

K. B. Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt von

Konrad Rubner,

Forstpraktikant aus Regensburg.

Referent:
Prof. Dr. Karl Freiherr v. Tubeuf.

Kgl. Hofbuchdruckerei Ungeheuer & Ulmer, Ludwigsburg.

Das mir von Herrn Professor v. Tubeuf gestellte Thema fordert, diejenigen Fälle zu untersuchen, in denen das Cambium unserer Holzgewächse hungert und infolgedessen nur noch wenige Zellen abschnürt, sodaß diese ohne Mikroskop kaum oder gar nicht mehr als Jahrringe zu erkennen sind, ferner die Fälle, in denen das Cambium vollständig ruht, sodaß Zellteilungen überhaupt nicht mehr stattfinden und endlich jene Fälle, in denen das Cambium abnorm einseitig arbeitet, also bei mangelnder oder ganz aussetzender Holzbildung fortgesetzt oder sogar vermehrt Bastzellen bildet.

Von diesen Fällen sind insbesondere die beiden letzten, die in der Literatur wenig oder gar nicht beachtet, ja schon bezweifelt wurden, genau festzustellen und zu untersuchen, unter welchen Verhältnissen sie eintreten können. Der viel häufigere erste Fall bildet oft das Vorstadium für das völlige Aussetzen des Zuwachses, das in der Regel nicht plötzlich vor sich geht, braucht aber natürlich nicht zu diesem Extrem zu führen.

Zusammenhängend hat auf diese Wuchsverschiedenheiten und Eigentümlichkeiten zum erstenmal Professor v. Tubeuf im Kataloge der zu Nürnberg 1906 abgehaltenen Ausstellung der k. bayer. Staatsforstverwaltung hingewiesen und sie auch durch Ausstellung anschaulicher Objekte erläutert. Diese speziell von der bot. Abteilung der k. forstl. Versuchsanstalt ausgestellten Objekte konnten neben anderem, zahlreichen Material (darunter auch Photographien) für die vorliegende Arbeit verwendet und teils makro-, teils mikroskopisch untersucht werden. Dabei stand mir Herr Professor v. Tubeuf, in dessen Laboratorium diese Untersuchungen während zweier Semester bewerkstelligt wurden, jederzeit mit seinem Rat in einer Weise bei, die zu dauerndem Dank verpflichtet; auch Herrn Forstamtsassessor Dr. Münch, Assistent am bot. Institut der forstlichen Versuchsanstalt, bin ich für manche Anregung dankbar.

Einige Schwierigkeiten bereitete die Einteilung des Themas, da Übergänge häufig und klar umgrenzte Einteilungsprinzipien schwer zu finden waren. Im ganzen wurde jedoch folgende Disposition eingehalten:

1. Lokales Ruhen des Cambiums bei starkem, normalen Wachstum der übrigen Teile.
   a) Vollständiges Ruhen des Cambiums.
   b) Einseitige Tätigkeit des Cambiums (vermehrte Bastbildung).

   Alle diese Fälle zeigen welligen Verlauf des sonst kreisförmigen, bezw. ovalen Jahrringes und erscheinen im normalen Baumleben. (Hainbuche — Achselhöhlen und Rinnen — Exzentrisches Wachstum der Seitensprosse — Brettwurzeln).
2. Hungern und Ruhen des Cambiums bei mangelnder Ernährung des Individuums.
   a) Unterdrückte Bäume.
   b) Entlaubte Bäume (Hängezweige).
   c) Kaltes Klima mit kurzer Vegetationszeit.
3. Lokale Hemmung der Nahrungszufuhr.
   a) Einschnüren.
   b) Ringeln.
   c) Verminderung des Wurzelvermögens.
4. Besondere Fälle.
   Hexenbesen der Rotbuche.

1. Über das Aussetzen der Jahresholzringe bei extremer Spannrückigkeit der Hainbuche.

Die Spannrückigkeit, eine spezifische Eigenschaft weniger Holzarten unserer Flora, beruht auf Wachstumsdifferenzen, die eine mehr oder weniger unregelmäßige, grobwellige Ausbildung des betreffenden Holzkörpers verursachen. Als spannrückig werden in der Literatur Hainbuche, Eibe und Wacholder bezeichnet, von denen der letzte diese Eigenschaft infolge der bei uns meist geringen Stammstärken nur selten deutlich zeigt, während an einem rasch gewachsenen Exemplar von *Juniperus virginiana*, das sich in der Sammlung der bot. Abteilung der forstl. Versuchsanstalt befindet, Spannrückigkeit recht deutlich ausgeprägt war. Von der Eibe gilt das gleiche: alte Bäume, die ja immer seltener werden, sind oft in hohem Grade spannrückig; allerdings muß man sich hüten, zusammengewachsene Stockausschläge, die sehr häufig vorkommen, und natürlich immer an den Verwachsungsstellen tiefe Rinnen aufweisen, in bezug auf diese als spannrückig anzusprechen. Bei der Eibe sowohl wie beim Wachholder wird die Spannrückigkeit durch die vielen Eindrücke von Astansätzen und sonstige schlechte Stammformen stark beeinträchtigt und unkenntlich gemacht. In viel geringerem Grade ist

dies bei der Hainbuche der Fall, die man ja als spannrückig κατ' ἐξοχήν bezeichnet und leicht an diesem einen Merkmal von allen andern einheimischen Bäumen zu unterscheiden vermag. Diese Eigentümlichkeit der Hainbuche tritt übrigens nicht nur bei unserer Spezies auf, sondern ist Gattungsmerkmal, das auch an einer *Carpinus orientalis*, die im Garten der forstl. Versuchsanstalt steht, in gleicher Weise ausgebildet ist.

Im folgenden soll dieses merkwürdige Verhalten der Hainbuche, wie es Figur 1 sehr schön zeigt, nach verschiedenen Richtungen hin

Fig. 1. Extrem spannrückige Hainbuchenquerscheibe. Ca. $^1/_4$ nat. Größe.

näher untersucht werden. Auf Grund des Themas wird die Tätigkeit des Cambiums, für die wir ja ein gutes Maß in der Quantität des Holz- und Bastzuwachses haben, in erster Linie zu berücksichtigen sein. Die ausführliche Behandlung der Spannrückigkeit der Hainbuche soll als Muster für die übrigen Teile des Themas gelten, die aus verschiedenen Gründen eine gedrängtere Darstellung erfahren mußten.

Wie schon eingangs erwähnt, beruht Spannrückigkeit auf Wachstumsdifferenzen im Holzkörper, der dadurch ein oft stark welliges Aussehen bekommt. (Figur 1.) Beim Holzkörper der Hainbuche hat man nun eine Klein- und Groß- oder Grobwelligkeit zu unterscheiden, die nicht gerade immer zu trennen sind, sich aber doch meist ungezwungen ergeben. Beide Arten der Welligkeit zeigt uns die schematische Fig. 2. Als kleinwellig bezeichnet man den zwischen

den Scheinstrahlen (s) — das sind die auf jedem Hainbuchenquerschnitt (auch auf Fig. 1) deutlich sichtbaren mattweißlichen Streifen, die aus einander genäherten Markstrahlen bestehen — meist stark ausgebauchten Holzkörper, eine auch der Rotbuche, wenngleich in geringerem Maße zukommende Eigenschaft.

Da die Scheinstrahlen oft recht unregelmäßig verteilt sind, indem, wie dies aus Fig. 1 und 2 hervorgeht, bald mehrere nahe bei einander liegen, bald wieder zwei oft verhältnismäßig weit von einander entfernt sind, ist natürlich auch die Kleinwelligkeit recht unregelmäßig. So findet man (Fig. 2 bei a) nicht selten an Stellen, die infolge gesteigerten Holzzuwachses oft weit vorspringen, die Scheinstrahlen bis über 2 cm von einander entfernt. Meist aber sind

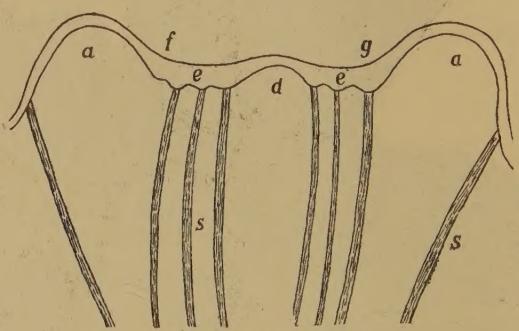

Fig. 2. Schematische Darstellung der Kleinwelligkeit (bei e), der Großwelligkeit (bei f und g, bezw. d) und Spannrückigkeit (bei a) der Hainbuche. s = Scheinstrahl. $^2/_3$.

die Scheinstrahlen einander bedeutend näher; am gedrängtesten an solchen Stellen, an denen der Holzzuwachs am stärksten gemindert ist.

Durch vermehrten Bastzuwachs werden die Differenzen der Kleinwelligkeit meist wieder völlig ausgeglichen, sodaß sie äußerlich am Stamme nicht hervortritt; es ist deshalb zu unterscheiden zwischen der Welligkeit des Stammes und des Holzkörpers. Der Beginn der Kleinwelligkeit des Holzes konnte von mir bereits an einjährigen Zweigen konstatiert werden. Makroskopisch tritt eine Welligkeit der Jahrringe nicht vor dem 3. Jahr, manchmal erst im 10.—12. Jahr auf. Recht augenfällig wird die Erscheinung, wenn man ein Aststück, an dem die Welligkeit schon deutlich erkennbar ist, entrindet. Dasselbe ist dann ringsum wie mit schmalen Leisten bedeckt — die Stellen geförderten Holzzuwachses zwischen zwei Scheinstrahlen — zwischen denen sich verschieden tiefe Furchen befinden. Der Bast weist natürlich die entsprechenden Leisten bezw. Furchen auf. Ich konnte solche Leisten von 20 cm Länge und darüber messen.

Die Großwelligkeit des Hainbuchenholzes besteht darin, daß, wenn an einer Stelle (Vgl. Fig. 2) 2—6, selten mehr Scheinstrahlen einander genähert sind, diese nicht nur zwischen einander die erwähnte, kleine Ausbauchung des Holzkörpers bewirken, sondern auch noch wie ein sehr breiter Scheinstrahl wirkend eine Holzeinbuchtung verursachen (Fig. 2 bei e), wogegen zwischen zwei solchen Scheinstrahlgruppen der Zuwachs wieder gefördert wird. (Fig. 2 bei d.)

Auch Fig. 3, die einen Teilquerschnitt des extrem spannrückigen, in Fig. 1 im Querschnitt abgebildeten Hainbuchenstammes

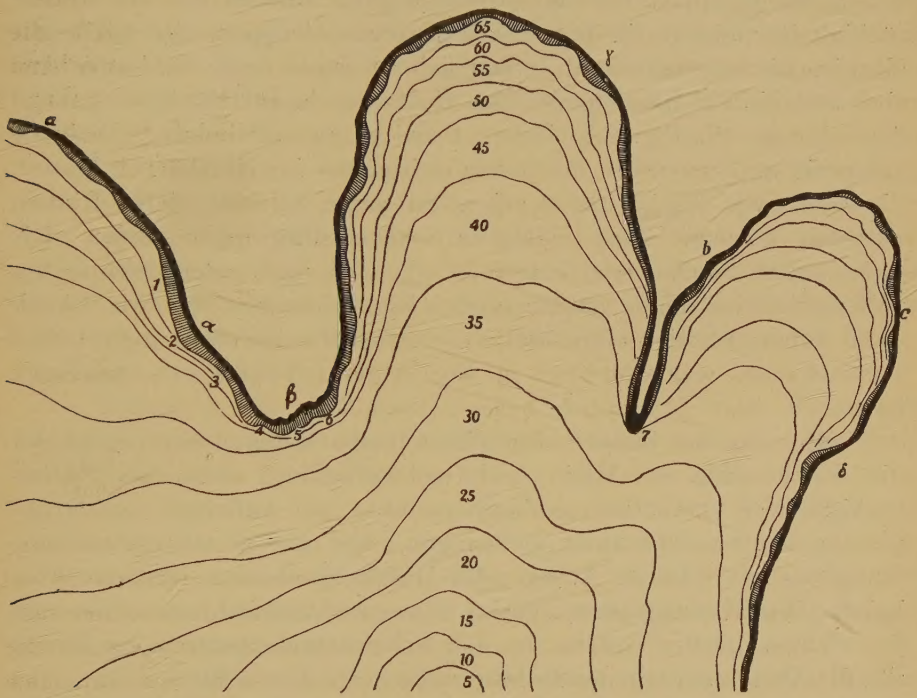

Fig. 3. Teilquerschnitt der in Fig. 1 dargestellten Hainbuchenquerscheibe in $^2/_3$ natürlicher Größe. Je 5 Jahrringe sind durch eine Linie begrenzt. Die äußere, schwarze Linie ist die Rindenzone, die senkrecht gestrichelte die Bastzone; letztere scheint bei a, b und c zu fehlen, während sie bei α, β, γ und δ besonders stark entwickelt ist. 1—7 Reihenfolge der für mikroskopische Untersuchung gemachten Schnitte.

in $^2/_3$ natürlicher Grösse zur Darstellung bringt, zeigt deutlich diese Grobwelligkeit, während Kleinwelligkeit nicht gezeichnet wurde. Je 5 Jahrringe sind durch eine Linie begrenzt und die Anzahl der Jahre eingeschrieben. Der Bast ist senkrecht gestrichelt, die Rinde tritt als schmaler schwarzer Streifen auf. An dieser tritt die Grob-

welligkeit auch außen deutlich hervor; denn die Steigerung des Bastzuwaches genügt hier nicht mehr, um die durch die Grobwelligkeit entstandenen Differenzen auszugleichen.

Zwischen Spannrückigkeit und Grobwelligkeit wird meist kein Unterschied mehr gemacht, obwohl ein ähnlicher wie zwischen Grob- und Kleinwelligkeit besteht. Man braucht dabei nicht einmal die in Fig. 1 und 3 zur Darstellung gebrachte, extreme Spannrückigkeit, um den Unterschied deutlich zu machen; es genügt vielmehr schon der in Fig. 2 gezeichnete häufige Fall. Analog dem Auftreten von Scheinstrahlgruppen bei der Grobwelligkeit sind es bei der Spannrückigkeit mehrere (in Fig. 2 zwei) solche Gruppen, die wiederum als ein Riesenscheinstrahl, wenn ich so sagen darf, zu betrachten sind und die Fähigkeit haben, den Holzzuwachs entlang ihrer ganzen Ausdehnung (in Fig. 2 zwischen f und g) zu vermindern. Dadurch rufen sie anfangs meist flache Einbuchtungen im Holzkörper hervor, die aber, wie Fig. 1 und 3 zeigt, zu ganz kolossal tiefen Rinnen ausarten können. Statt mehrerer Scheinstrahlgruppen finden sich nicht selten auch viele einzelne, einander mehr oder weniger genäherte Scheinstrahlen an den großen Einbuchtungsstellen vor. Auch diese haben, für sich betrachtet, interessanterweise einen geförderten Bastzuwachs, was allerdings in Fig. 3 nur teilweise zum Ausdruck kommt.

Wie aus den bisher mitgeteilten Beobachtungen hervorgeht, ist die Erscheinung der Klein- und Grobwelligkeit, sowie der Spannrückigkeit in unmittelbaren Zusammenhang mit Auftreten und Gruppierung der Scheinstrahlen zu bringen, was wir — wenigstens vorläufig — als erbliche Anlage des Hainbuchenholzes zu betrachten haben. Dies vorausgesetzt, scheint es mir nicht unwahrscheinlich, daß das Fehlen großer Gefäße in den Scheinstrahlenpartien ein Grund für die Verminderung des Holzsuwachses an diesen Stellen ist; denn der Raum, den ein großes Gefäß einnimmt, kann dem von mehr als 10 Libriformzellen entsprechen. Nun machen aber an den zuwachsgeförderten Stellen die Gefäße oft mehr als die Hälfte des ganzen Holzgewebes aus. Behält man dies im Auge, so scheint es klar, daß die gefäßlosen Holzpartien bei gleicher Wachstumsenergie an räumlicher Ausdehnung bedeutend hinter den gefäßreichen Partien zurückbleiben müssen. Wollten sie gleichen Schritt halten, so müßten sie für jedes Gefäß eine erhebliche Anzahl von Libriformzellen bilden, was aber eine grössere Wachstumsenergie des Cambiums durch stärkere Nahrungszufuhr an den zuwachsgeminderten Stellen voraussetzen würde, wofür jedoch kein einleuchtender Grund vorhanden ist.

Nach Nördlinger[1]) ist die Spannrückigkeit der Hainbuche auf Differenzen in der Rindenspannung zurückzuführen: „Wo die Natur", so sagt er, „starker Holzringe bedarf, sprengt sie die Rinde." Daß aber an Stellen, wo die Rinde gesprengt wird, der Holzzuwachs a priori gefördert sein muß, und daß das Zerreissen der Rinde, wovon man übrigens in dem in Fig. 1 und 3 abgebildeten extremen Fall nichts sieht[2]), nur die Wirkung, keineswegs die Ursache geförderten Wachstums sein kann, dies scheint Nördlinger entgangen zu sein.

Unserer Ansicht ist übrigens auch R. Hartig,[3]) der in der Spannrückigkeit eine spezifische Eigentümlichkeit erblickt und hervorhebt, daß diese wesentlich verschieden sei von der sogenannten Kleinwelligkeit; diese tritt meist bei Bäumen mit tiefrissiger Borke auf; z. B. beim Spitzahorn, indem unter jedem Borkeriß der Jahrring sich nach außen ein wenig verdickt, was man auf Rechnung des an dieser Stelle verminderten Rindendruckes zu setzen hat.

An anderer Stelle meint Nördlinger[4]), daß „die stark entwickelten Steinzellgruppen, die von der Rinde auf das Cambium gepreßt werden und so die ihm gegenüberliegende Stelle des Holzkörpers im Wachstum hemmen", vor allem die Wellenform des Holzes bedingen.

Dieser etwas grob-mechanischen Auffassung tritt Sorauer[5]) entgegen; nach seiner Ansicht muß das frühere Erlöschen des Markstrahlwachstums zur Erklärung herangezogen werden. „Die Markstrahlen beginnen als radial wirkendes, lüftendes Schwellgewebe früher ihr Wachstum, reifen aber schon zu einer Zeit aus, in welcher der Holzkörper noch fortfährt, Elemente zu bilden." Jedenfalls eine beachtenswertere Erklärung, die jedoch durch exakte Untersuchungen noch zu beweisen wäre.

Neben dieser auf erblicher Veranlagung beruhenden Spannrückigkeit kann nicht selten eine allen Bäumen mehr oder weniger zukommende Eigenschaft ähnliche Erscheinungen hervorrufen. Es

---

[1]) Der Holzring (1872).

[2]) Das Aufspringen der Rinde ist sonst an den zuwachsgeförderten Stellen jüngerer Exemplare in der Regel gut sichtbar und mag vielleicht an älteren Bäumen sich wieder verwischen. Nach Nördlinger tritt es meist mit 15 Jahren auf, während die Welligkeit des Hainbuchenholzes mikroskopisch schon im ersten Jahre beobachtet werden kann.

[3]) Lehrbuch der Anatomie und Physiologie (1891) Seite 270; ferner „Über die Ursachen des excentrischen Wachstums der Waldbäume" im Centralbl. für das ges. Forstw. (1899) Heft 7.

[4]) Centralblatt für das ges. Forstw. (1880) Heft 10.

[5]) Pflanzenkrankheiten (1886) Band I Seite 537, 2. Auflage.

ist dies die Ausbildung von Achselhöhlen, wie sie v. Tubeuf nennt, d. h. zuwachsgeminderten, vertieften Stellen unterhalb der Äste. Verlaufen diese zuwachsgeminderten Stellen bei geringerer Tiefe lang am Stamm herab, so spricht man wohl auch von Rinnen. Diese findet man in ganz hervorragend schöner Weise nicht selten an Rotbuchen ausgeprägt, wo sie viele Meter lang werden und in der Regel vertikal nach abwärts verlaufen. Stößt eine solche Rinne auf einen Ast, so bedeutet dies gewöhnlich ihr Ende; doch kann sie auch den Ast in einer Bogenlinie umgehen, wie ich zu beobachten schon Gelegenheit hatte.

Der Grund für die Ausbildung von Achselhöhlen und Rinnen unterhalb von Astansätzen besteht ohne Zweifel in Ernährungsdifferenzen. Ein stark unterdrückter Ast, dessen Assimilationsorgane infolgedessen nur mehr mit geringer Energie funktionieren, erzeugt nicht mehr die zu seiner Ernährung bis zur Astansatzstelle notwendigen Assimilaten. Oberhalb der Ansatzstelle können die in der Rinde des Baumes abwärts wandernden Assimilaten zur Ernährung der Astbasis verwendet werden, aber nicht so unterhalb dieser Stelle; denn der Ast bildet für die nur senkrecht nach abwärts wandernden Nährstoffe ein unüberschreitbares Hindernis. Die notwendige Folge ist eine mehr oder weniger starke Zuwachsverminderung unterhalb der Astansatzstelle, während die rechts und links seitlich davon gelegenen Partieen sogar eine Wachstumsförderung erfahren können. Hiedurch muß natürlich eine Vertiefung der unterhalb des Astes gelegenen Stelle entstehen.

Die Unterernährung unterdrückter Äste ist wohl der wichtigste, aber nicht der einzige Grund für diese Erscheinung. Sicherlich spielt auch die Epinastie der Laubhölzer eine gewisse Rolle. Findet man doch bei den hyponastischen Nadelhölzern die Rinnenbildung viel seltener, da eben die im Zuwachs geförderte Astunterseite einen stärkeren Assimilatenstrom voraussetzt, der eine allenfallsige Zuwachsminderung ausgleichen würde, während Epinastie dieselbe notwendigerweise verstärkt.

Auch die auf verschiedenen anderen Ursachen beruhende Exzentrizität des Wachstums mag hier in Betracht kommen; so z. B. einseitige Beastung der Seitenäste, die dann bei geradem Faserverlauf die stärker beastete Seite auch besser ernährt.

Durch die Ausbildung von Rinnen wird die ererbte Spannrückigkeit der Hainbuche oft noch erheblich verstärkt.

Nach diesen ausführlichen, aber zum Verständnis notwendigen Erörterungen kommen wir jetzt zur Hauptfrage: Wie verhält sich das Cambium und der (Holz- und Bast-) Jahrring an zuwachsge-

minderten im Vergleich zu zuwachsgeförderten Stellen? Der makroskopisch sichtbare Jahrringverlauf ist in Fig. 3 dargestellt. Es zeigt sich, daß die immer 5 Jahrringe begrenzenden Linien um so früher gegen die zuwachsgeminderten Stellen hin aussetzen, je jüngere Jahrringe sie begrenzen. Das Zustandekommen der enorm starken Rippen (so möchte ich hier die zuwachsgeförderten Stellen bezeichnen) erklärt sich natürlich einerseits aus dem ganz minimalen Zuwachs der Einbuchtungsstellen, andererseits aber auch aus dem infolgedessen gesteigerten Zuwachs der Ausbuchtungen, denen ja auch die bei den zuwachsgeminderten Stellen nicht verwendeten Nährstoffe zu Gute kommen. In der genannten Figur sieht man vom 15.—50. Jahr zum Teil ganz erhebliche Zuwachssteigerungen in den betreffenden Richtungen auftreten, denen anfangs noch ziemlich normale Jahrringe an den Einbuchtungsstellen entsprechen; und während an diesen Stellen der jährliche Holzzuwachs vom 35. Jahr an ganz oder doch bedeutend reduziert ist, werden an den zuwachsgeförderten Stellen immerhin noch makroskopisch gut sichtbare Jahresringe gebildet.

Zum bessern Verständnis der im folgenden geschilderten anatomischen Verhältnisse des Holzes zuwachsgeminderter Stellen sei dem eine kurze Beschreibung des Querschnitts von normalem Hainbuchenholz vorausgeschickt.

Dasselbe besteht zum größten Teil aus ziemlich englumigem und dickwandigen Libriform, in welchem die großen Gefäße, die mehr als die Hälfte des ganzen Gewebes ausmachen können, entweder in kurzen, radialen Reihen oder gleichmäßig isoliert über den ganzen Jahrring verteilt sind. Gegen das Herbstholz zu werden die großen Gefäße merklich kleiner und stehen zumeist in lückenlosem Übergang mit den stark tangential abgeplatteten Spätholztracheiden, die in nur wenigen Zellreihen angeordnet sind; diese besitzen nur unmerklich dickere Zellwände als das übrige Libriform, sind aber zumeist viel regelmäßiger radial gelagert als dieses, da Gefäße im Spätholz meist fehlen. Holzparenchym tritt entweder in einzelnen Zellen neben den Gefäßen oder in welligen, unterbrochenen, einschichtigen Tangentialreihen auf. Die 1—4 zelligen Markstrahlen treten entweder einzeln auf und führen zwischen sich Libriform und Gefäße, oder in Gruppen, wobei die einzelnen Markstrahlen einander sehr genähert sind und zwischen sich nur wenige, radial angeordnete Libriformreihen führen; größere Gefäße fehlen völlig, vereinzelt treten kleinere Gefäße auf. Da die in Gruppen angeordneten Markstrahlen infolge des Fehlens großer Gefäße makroskopisch als ein breiter Markstrahl erscheinen, nennt man sie Scheinstrahlen.

Hesselbach[1]), dem ich bei vorstehender Beschreibung des Hainbuchenholzes im wesentlichen gefolgt bin, gibt an, daß er schon an 3jährigem Holz Anfänge von Scheinstrahlbildungen d. h. Regionen, in denen zwar die Markstrahlen noch normalen Abstand haben, sporadisch aber doch schon radiale Gefäßreihen auftreten, gefunden habe. Ich konnte dies nicht nur bestätigen, sondern sogar schon an einjährigem Holz deutlich konstatieren.

Den Ästen und Zweigen fehlen nach Nördlinger Scheinstrahlen vollständig. Da nun aber die Welligkeit des Hainbuchenholzes, wie

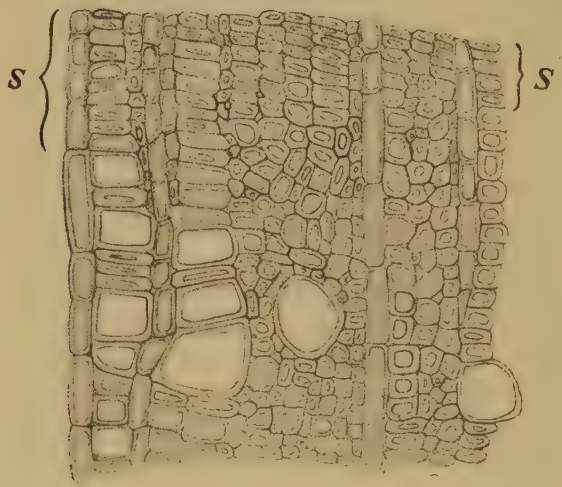

Fig. 4. Querschnitt durch normal ausgebildetes Hainbuchenholz. S = Spätholz. $^{400}/_{1}$.

ausführlich dargetan, in direktem Zusammenhang mit dem Auftreten der Scheinstrahlen steht und auch den Ästen, ebenso wie dem Stamme eigentümlich ist, war schon a priori ein Fehlen der Scheinstrahlen in den Ästen unwahrscheinlich. Es stellte sich auch heraus, daß an einem 10jährigen Ast ca. 30 bis 0,4 mm breite Scheinstrahlen bereits vorhanden waren. Richtig ist, daß dieselben sich bei jungen Zweigen noch nicht scharf von ihrer Umgebung abheben; das Gleiche gilt jedoch auch von jungen Hauptsprossen. Mithin kann also von einem Fehlen der Scheinstrahlen in den Ästen nicht die Rede sein.

Zur Feststellung der Wirkung der Spannrückigkeit auf die Ausbildung der Jahresringe und Zellelemente im einzelnen wurden schwach- und starkspannrückige Hainbuchen verschiedenen Alters untersucht. Wenngleich die anatomischen Verhältnisse in den extremen

[1]) Beiträge zur vergleichender Anatomie des Holzes 1879.

Verhältnissen, wie sie Fig. 1 und 3 zeigen, besonders beachtenswert sind, scheint doch die Vorführung der allmählichen Entwicklung von der Kleinwelligkeit ausgehend vorteilhaft.

Diese Eigenschaft tritt, wie schon erwähnt, bereits am einjährigen Material hervor, ebenso wie die Scheinstrahlen, die in diesem Alter nur durch Gefäßmangel auffallen. Sie sind auch noch nicht regelmäßig da angeordnet, wo eine kleine Einbuchtung des Holzkörpers auftritt. Das gleiche gilt von 3jährigem Holz; auch hier kann noch kein Zusammenhang zwischen Welligkeit und Anordnung der Scheinstrahlen konstatiert werden, wogegen dies sehr deutlich an 10jährigem Material hervortrat. Hier sind auch, was anfangs nicht der Fall ist, die Markstrahlen innerhalb der Scheinstrahlen einander bedeutend näher als im gefäßreichen Holzteil. Es kann, da anfangs alle Markstrahlen so ziemlich den gleichen Abstand haben, nur ein zahlreicheres Auftreten von sekundären Markstrahlen in dem gefäßarmen Holzteil der Grund obiger Erscheinung sein. Im übrigen ruft Kleinwelligkeit irgendwelche interessante, anatomische Veränderungen wohl kaum hervor; denn die Verminderung des Holzzuwachses an Einbuchtungsstellen ist gering. Bedeutender sind die Unterschiede bei der Großwelligkeit, die zumeist mit dem Auftreten einer Scheinstrahlgruppe in Zusammenhang steht. An solchen Stellen treten die Rundfasern mit den Gefäßen zurück, wogegen die Ausbildung der den Jahresring abschließenden Breitfasern normal ist, vielleicht sogar etwas gefördert wird. Da diese Verhältnisse im folgenden noch genauer zu behandeln sind, genügt hier der Hinweis. Aussetzen von Jahresringen konnte im Stadium der Grobwelligkeit nie beobachtet werden.

Zur Untersuchung der allmählichen Zunahme der Spannrückigkeit wurden, wie aus Fig. 3 hervorgeht, 6 Schnittserien (1, 2, 3, 4, 5, 6) gemacht, denen als 7. noch der extremste Fall (7) sich anschließt. Es konnten so an ein und demselben Querschnitt gleichsam die verschiedensten Grade der Spannrückigkeit — vom geringen (1) bis zum extremsten (7) — untersucht werden.

Schnitt 1 und 2, die unter sich keine wesentlichen Unterschiede aufwiesen, zeigten ein starkes Zusammendrängen von über 10 Jahrringen, das natürlich an zuwachsgeminderten Stellen stärker war als an zuwachsgeförderten; hiebei fanden sich merkwürdigerweise häufig immer 2 Jahrringe einander besonders genähert. Fig. 5 zeigt uns einen Querschnitt aus der oben bezeichneten Gegend. Die enorme Reduktion des Rundfasergewebes (r) sowie der großen Gefäße (g), die sich schon aus Raummangel in nur mehr geringer Anzahl entwickeln können, fällt gegenüber dem nicht verminderten Breitfasergewebe (s) besonders auf. Während nämlich bei normalen Jahrringen

das Spätholz (s) nur etwa $^1/_{20}$ des ganzen Gewebes ausmacht (oft sogar noch weniger), beträgt sein Anteil hier $^1/_2$—$^1/_3$. Eine scharfe Grenze läßt sich übrigens infolge des allmähligen Übergangs von Rund- in Breitfasergewebe nicht ziehen. Die Markstrahlen (m) haben insofern eine Verschiedenheit aufzuweisen, als ihr Radialdurchmesser zumeist bedeutend reduziert ist. Auch beim normalen Hainbuchenholz treten 1—2 kürzere Markstrahlzellen an der Stelle, wo sie an das Spätholz angrenzen, auf, dort aber, wo sie an Libriform grenzen, bilden sie sich meist zu bedeutender Länge aus. Letzteres ist bei Jahrringen mit so geringer Libriformentwicklung schon infolge Raummangels unmöglich gemacht; daher müssen eben die Durchmesser in radialer Richtung bedeutend verkürzt werden, was an Stellen, wo die Markstrahlen an Spätholz angrenzen, am stärksten ausgebildet ist. 2—3 Breitfasern entsprechen gewöhnlich einer Markstrahlzelle. Scheinstrahlpartien haben Schnitt 1 und 2 in großer Menge aufzuweisen und überwiegen an Ausdehnung die gefäßreichen Regionen.

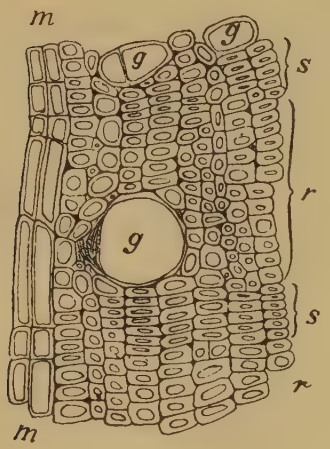

Fig. 5. Querschnitt durch die in Fig. 3 mit 1 bezeichnete Stelle. s = Spätholz, r = Rundfasern, g = Gefäße, m = Markstrahl. $^{300}/_1$.

Schnitt 3 und 4, die wieder einheitlich behandelt werden können, zeigen die von Schnitt 1 und 2 dargelegten Verhältnisse in verstärktem Maße. Mehr als 20 Jahrringe sind auf einen Raum von nur 2,5 mm zusammengedrängt, sodaß einem Jahrring im Durchschnitt nur 0,125 mm zu seiner Ausbildung zur Verfügung standen. Die normal ausgebildeten Spätholzzonen machen einen noch größeren Teil des ganzen Gewebes aus. Auch hier fällt die Annäherung von 2—3 (in seltenen Fällen bis zu 6) Jahrringen auf, die oft nur mehr durch einige Libriformzellen oder ein Gefäß, das die normale Größe nicht mehr erreicht hat, getrennt sind. Die Abnahme der Gefäße ist daher keine stetige und es befinden sich nicht die kleinsten Gefäße in den jüngsten Jahrringen, sondern wo 2 oder mehr Jahrringe einander genähert sind, kommen nur kleine Gefäße zur Ausbildung, wo dies nicht der Fall ist, sind sie in ihrer Ausbildung zu normaler Größe nicht behindert.

Solche benachbarte Jahrringe können sich nun einander so vollständig nähern, daß eine Grenze zwischen ihnen nicht mehr zu er-

kennen und an Stelle von 2 Jahrringen oder genauer von 2 Spätholzzonen und der dazwischenliegenden Frühholzzone nur mehr ein relativ breites, aus 6—8 Breitfaserzellen bestehendes Spätholzband vorhanden ist. In Fig. 6 sind solche Spätholzbänder bei etwa 40facher Vergrößerung ohne Details gezeichnet. Die horizontal gestrichelten Partien deuten das Spätholz an, die weiß gelassenen das Libriform. Die Gefäße sind durch kleine Kreise gekennzeichnet. Die ganze Stelle ist übrigens einer Holzeinbuchtung entnommen; daher das zahlreiche Auftreten der vertikal gestrichelten Markstrahlen, die entlang der ganzen Partie wie ein Scheinstrahl gewirkt und die Einbuchtung veranlaßt haben. Das Auftreten des Scheinstrahls a b

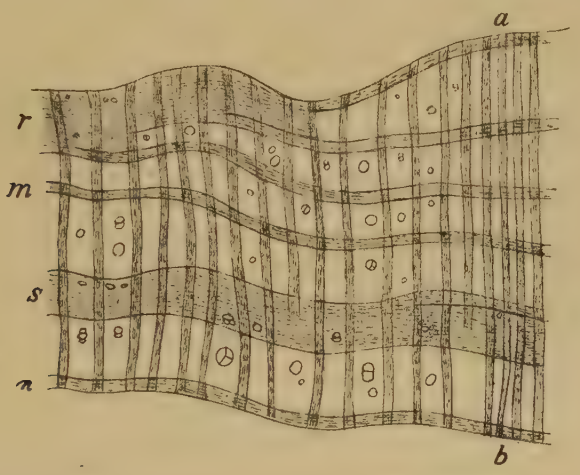

Fig. 6. Spätholzbänder (horizontal schraffiert) im Hainbuchenholz bei r und s; m und n = Spätholz eines Jahrrings. Die größeren Gefäße sind als kleine Kreise eingezeichnet. a b ein großer Scheinstrahl. $^{40}/_{1}$.

an einer kleinen Ausbuchtung des Holzkörpers ist abnorm und sehr selten. Die starke Reduktion der Gefäße steht im Zusammenhang mit dem Auftreten der zahlreichen Markstrahlen, die hier einander viel mehr genähert sind als in gefäßreichen Holzpartien. Der Verlauf der Jahrringe ist von rechts nach links gedacht, d. h. die Stelle geringsten Zuwachses liegt links vom Rand des Bildes. Die 2 obersten, an den Bast angrenzenden Jahrringe, die anfangs noch völlig isoliert sind, verschmelzen mit dem Spätholz des 3. links zu einem Spätholzband, das breiter ist als die 3 Spätholzzonen zusammen, indem sich noch einige dazwischenliegende Rundfaserzellen durch Verkürzung ihres radialen Durchmessers den Breitfaserzellen des Spätholzes assimilierten. Einige minimale Gefäße im Spätholzband zeigen noch die ehedem vorhandenen Frühholzzonen an. Der weiter unten

liegende, breite Streifen ist ebenfalls aus 3 Spätholzzonen, die 2 Frühholzzonen einschlossen, entstanden. Dies wird noch durch die am obern und untern Rande auftretenden kleinen Gefäße angedeutet. Fig. 7 zeigt ein solches Spätholzband bei stärkerer Vergrößerung. Es wurde eine Stelle gewählt, die durch Auftreten von weitlumigen Zellen (in Fig. 7 mit einem × bezeichnet), die ehemaligen Frühholzzonen noch erkennen läßt. Diese weitlumigen Zellen, die wohl Übergänge von Gefäßen zu Rundfasern vorstellen, treten in den Spätholzbändern an Stellen geförderten Holzzuwachses auf, da ihnen hier immerhin noch etwas mehr Raum zur Verfügung steht. Im übrigen besteht der Schnitt zum größten Teil aus Breitfasern; auch Übergänge von Rund- zu Breitfasern kommen vor. Deutliche Rundfasern treten nur am obern und untern Ende des Bildes auf; diese gehören nicht mehr zum Spätholzband. Die in 4 Gruppen auftretenden Zellen mit größerem Lumen beweisen, daß dieses Spätholzband aus mindestens 4 Jahrringen besteht; es ist jedoch leicht möglich, daß es wesentlich mehr als 4 sind. Auffallend sind die in radialer Richtung hier sehr stark verkürzten Markstrahlzellen (m), von denen eine auf 2—3 Breitfaserzellen trifft. Würden sie sich zu normaler Größe entwickeln wollen, so könnte in einem Jahr bei weitem keine einzige zur Ausbildung kommen, während sie so doch jährlich wenigstens 2 bilden.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Spätholzband. Die weitlumigen, mit einem × bezeichneten Zellen deuten die ehemaligen Frühholzpartien an. $^{450}/_{1}$.

Das Neue, was Schnitt 5 und 6 aufzuweisen hat, besteht einmal in dem noch etwas stärkeren Hervortreten des Spätholzes gegenüber dem Frühholz, was eine noch stärkere Dezimierung der Gefäße zur Folge hat; sodann in der Vereinigung von nicht selten 6 Jahrringen zu einem breiten Spätholzband und von zwei und mehr solchen Bändern zu einem einzigen. Merkwürdig ist nun, daß die breiten Bänder aus Spätholz schmäler werden können, je näher sie der Stelle geringsten Zuwachses kommen. So konnte ich an einem mikroskopischen Präparat von 2,5 mm Länge an der einen Seite 25 Breitfaserzellen zählen, an der näher der Einbuchtung gelegenen nur 20, sodaß auf die kleine Strecke von 2,5 mm 5 Zellen, die hier mehr als

den Zuwachs zweier Jahre bedeuten, zurücktreten, um wieder einigen Gefäßen und wasserführendem, weitlumigeren Libriform Platz zu machen; denn solange das Cambium, wie an Stelle 5 und 6, noch lebt und Zellen abscheidet, ist eine bestimmte Anzahl wasserführender Zellen unbedingt notwendig. Und die Tatsache, daß sich bei Schnitt 5 und 6 noch verhältnismäßig viel wasserführende Zellen vorfinden, erklärt sich vielleicht daraus, daß immer wieder ein der Energie des Wachstums der betreffenden Stelle entsprechendes Verhältnis zwischen Leitungs- und Festigungsgewebe sich bildet.

Schnitt 7 zeigte das am weitesten fortgeschrittene Stadium. An dieser Stelle fiel schon makroscopisch die merkwürdige Umwandlung auf, die Rinde und Bast erfahren hatten. Sie waren in ein äußerst hartes Gewebe umgebildet, das sich in zapfenartiger Form ausgebildet hatte (7). Anfangsstadien dieses harten Gewebes sind überall (auch bei 5 und 6) sichtbar, wo Rinde und Bast durch mechanischen Druck infolge stärkeren Wachstums der seitlich gelegenen Partien eine wellige Ausbildung erfahren hat. Der Gedanke, daß dieses Gewebe eine Art Schutzbildung sein könnte, liegt nahe; sieht man jedoch näher zu, so findet man, daß das harte Zäpfchen späterhin in gar keinem festen Zusammenhang mit dem Nachbargewebe mehr steht, sondern ohne Anstrengung losgelöst und entfernt werden kann; ein solcher Schutz wäre illusorisch. Wir haben es vielmehr mit einem lediglich durch mechanischen Druck veränderten Gewebe zu tun, dem eine andere Bedeutung als Widerstandsleistung gegen diesen Druck nicht beizumessen ist.

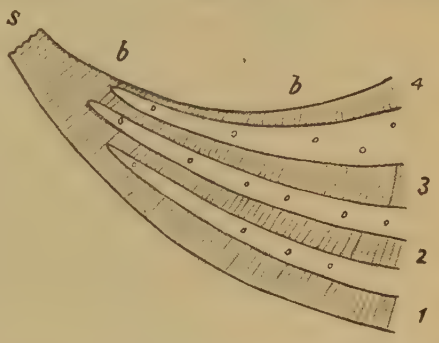

Fig. 8. Schematische Darstellung des Verlaufs der Spätholzbänder an der in Fig. 3 mit „7“ bezeichneten Stelle. Spätholzband 1—4 vereinigen sich in ein großes Spätholzband s. b = an das Holz angrenzender Bast.

Der Jahrringverlauf bei Punkt 7 ist in Fig. 8 schematisch dargestellt. Sogar an dieser Stelle konnte noch (weißgelassenes) Frühholz mit einigen Gefäßen zur Ausbildung kommen. Die 4 nicht besonders breiten (schraffierten) Spätholzbänder verlaufen kurz vor ihrem Ende (s) in ein einziges Spätholzband aus. Erwähnenswert ist, daß Ligninreaktionen die nahe dem Bast (b) gelegenen Holzzellen fast gar nicht färben konnten. Auch weiter ins Holz hinein, wo Bänder von Spätholz nicht mehr vorhanden waren, trat noch

keine normale Ligninreaktion ein, während andererseits die im Bast gelegenen verholzten Zellen sehr deutlich Ligninreaktion zeigten. Mit Chlorzinkjod konnte gar keine Wirkung erzielt werden.

Das Ende des Spätholzbandes (Fig. 8 s) ist in Fig. 9 mit einem Teil des daran anschließenden Bastes stark vergrößert dargestellt. s ist das vielfach durch Markstrahlzellen (m) unterbrochene Spätholzband; n die Rundfaserschicht des sich nach dem Holz zu anschließenden, normalen Jahrringes, c die Cambialregion und b die

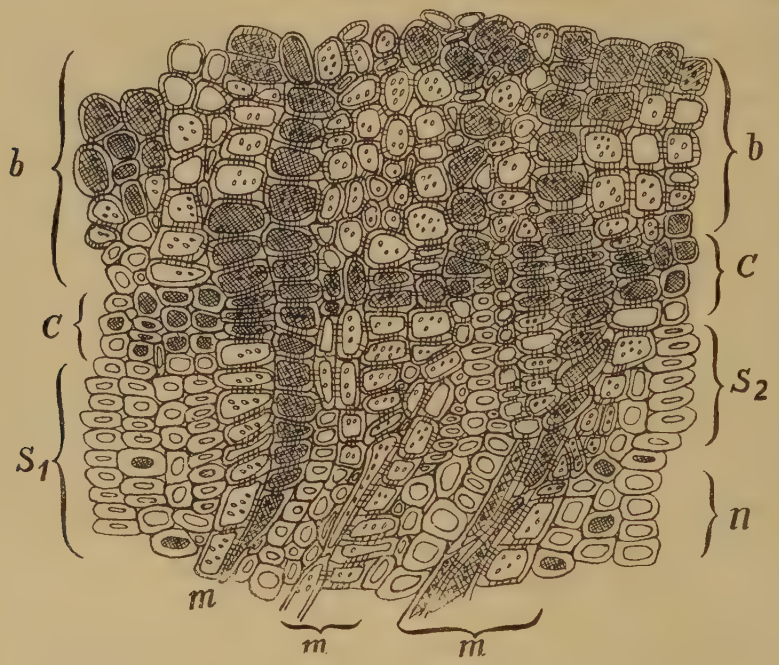

Fig. 9. Darstellung des in Fig. 8 mit s bezeichneten Endes bei starker Vergrößerung ($^{500}/_{1}$). b = Bast; c = Kambialzone; s_1 s_2 = Spätholzband; n = Rundfaserschicht des angrenzenden, normalen Jahrringes; m = Markstrahl. Die mit kreuzweiser Schraffierung gekennzeichneten Zellen sind mit einer braunroten Substanz erfüllt.

Bastzone, die in das oben erwähnte, harte Gewebe umgewandelt ist. Sie enthält viele mit rotbrauner Substanz erfüllte Zellen, die in unserer Figur übers Kreuz schraffiert sind. Die Parenchymzellen — Markstrahlen- und Bastzellen — heben sich durch die gezeichneten, rinnenförmigen, einfachen Tüpfel, wodurch sie mit den Nachbarzellen in Verbindung stehen, sofort von den Libriformzellen ab, denen solche Tüpfel fehlen. Kurz vor ihrem Übertreten in den Bast verbreitern sich die Markstrahlzellen in ganz hervorragender Weise und verdrängen dadurch das Libriform zum nicht geringen Teil (beachtens-

wert ist die starke Verkürzung des Radialdurchmessers der Markstrahlzellen). Hierdurch, sowie infolge der manches unkenntlich machenden Füllung der Zellen mit rotbrauner Substanz werden Untersuchungen an dieser Stelle besonders erschwert, immerhin sind die auf Grund des Themas wichtigsten Fragen über Verhalten des Cambiums und des Jahrringes an dieser Stelle nicht allzuschwer zu beantworten. In Fig. 8 bei s endigen ca. 30 Jahrringe, denen in Fig. 9 bei s_2 8 Breitfaserzellen entsprechen. Da der Minimalzuwachs während eines Jahres eine Zelle ist, kann also ca. 22 Jahre lang an dieser Stelle kein Zuwachs gebildet worden sein. Aus Figur 8 ist ersichtlich, daß nicht etwa während der letzten 22 Jahre gar kein Zuwachs bei s stattgefunden hat; denn das jüngste (4.) Spätholzband steht wie das älteste (1.) in Zusammenhang mit den zuletzt gebildeten Zellen bei s. Man kann sich mithin den Vorgang nur dadurch erklären, daß man ein im Zuwachs aussetzendes Cambium annimmt, das während einiger Jahre gar keine Zellen gebildet hat, dann bei günstigen Verhältnissen vielleicht eine Spätholzzelle u. s. w.

In dem in Fig. 9 abgebildeten Zustand ist das Cambium übrigens bereits tot. Ein eigentliches Cambium ist gar nicht mehr vorhanden, denn die in der Cambialregion (c) liegenden Zellen haben ebenso stark verdickte Wandungen wie die angrenzenden. Auffallend ist die starke Füllung der Zellen in der Cambialregion mit dem schon erwähnten rotbraunen Stoff. Dieser geht in den Markstrahlzellen bedeutend weiter ins Holz herein als im Libriform, wo Zellen nur vereinzelt davon erfüllt sind. Die Veränderungen des Bastes an dieser Stelle werden später noch behandelt.

Nach dieser Darstellung des Verlaufs des jährlichen Holzzuwachses bei spannrückigen Hainbuchen erübrigt nun noch die Verschiedenheiten im Bast- und Rindenzuwachs zu behandeln. Auch hier sei zuerst an Hand der Fig. 10 der Querschnitt durch jungen, normalen Hainbuchenbast und -Rinde erläutert. Es ist eine Stelle gewählt, die einen Scheinstrahl enthält, der sich in den Bast fortsetzt; infolgedessen ist hier eine Einbuchtung des Holzkörpers vorhanden. p ist die Peridermschicht, die nach J. Möller[1]) schon im 1. Jahr vollständig ausgebildet wird und in der Regel aus 6—8 Zellreihen besteht. Hierauf folgt das Rindengewebe (r), das zuerst in ziemlich rechteckigen, größeren, dann in den näher dem Bast zu liegenden Schichten in mehr rundlichen Zellen mit kürzerem Tangentialdurchmesser auftritt. Hieran schließt sich ein Steinzellring (st) mit

[1]) Anatomie der Baumrinden (1882).

vielfach in Gruppen eingelagerten, dickwandigen Sklerenchymfasern (sd) an. Es kommen dann noch einige Reihen von rechteckigen Rindenzellen und dann beginnt der Bast mit wenigen, ziemlich dickwandigen Zellen (d), denen dann sehr dünnwandiges Bastgewebe in großer Quantität folgt. Dieses erstreckt sich bis ans Cambium (c) hin, das die Grenze zwischen Holz und Bast bildet. lb ist das Libriform. Der sich in den Bast und sogar noch etwas in die Rinde bis zum Steinzellenring fort-

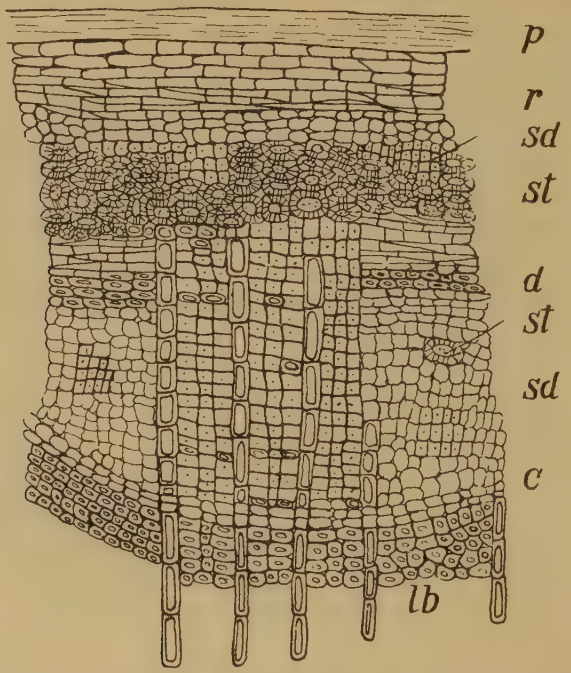

Fig. 10. Querschnitt durch Bast und Rinde einer normalen, jungen Hainbuche p = Periderm; r = Rindengewebe; sd = Sclerenchymnester; st = Steinzellenring; c = Cambium; lb = Libriform; d = dickwandige Zellen. $^{350}/_{1}$.

setzende Scheinstrahl führt zwischen den Markstrahlen äußerst dickwandiges Sklerenchymfasergewebe, dessen winziges Lumen durch einen Punkt angedeutet ist. Es ist in diesem Stadium noch vollständig zusammenhängend, während es späterhin durch Bastgewebe vielfach unterbrochene Gruppen bildet. Doch sieht man schon in Fig. 10 an einzelnen Stellen einige dickwandige Bastzellen meist in einer Reihe Sklerenchymgewebe vorhanden, die die Stellen angeben, wo sich später Bastgewebe dazwischenschiebt und so das Sklerenchymgewebe trennt. Gruppen von Sklerenchymfasern treten auch unvermittelt im Bast auf (sd), desgleichen auch einzelne, hie und da auch mehrere Steinzellen (st).

Von dieser Beschreibung unterscheiden sich Rinde und Bast des einjährigen Triebes durch den noch nicht geschlossenen Steinzellenring, indem anfangs nur gruppenweis angeordnete Sklerenchymfasern vorhanden sind, deren Zwischenräume vom 2. Jahr an durch Steinzellen ausgefüllt werden, und dann führt er eigentlich seinen Namen erst mit Recht; denn späterhin überwiegen die Steinzellen die Sklerenchymfasern an Menge ganz erheblich, indem diese im Wachstum hinter den Steinzellen bedeutend zurückbleiben. Das bei einjährigem Material unter dem Periderm sich findende, collenchymatische Gewebe verschwindet bald, wogegen radial angeordnete Sklerenchymfasern zwischen den Markstrahlenfortsetzungen in diesem Alter noch fehlen.

Solche fand ich frühestens bei 3jährigen Hainbuchenzweigen. Durch Ligninreaktionen können der Steinzellenring, sowie die zwischen den Markstrahlen im Bast radial angeordneten Sklerenchymfasern, die beide verholzen, sehr gut sichtbar gemacht werden. Über den Zuwachs des Weichbastes, der, wie besonders an jungem Material sichtbar, in konzentrischen Zonen angeordnet ist, macht Hielscher[1]) genauere Angaben. Er fand am Ende des 1. Jahres außer einem Hartbastgürtel (= unserm Steinzellenring) 7 Weichbastzonen angelegt; dazu kommen im 2. Jahr 6, im 3. und 4. Jahr je 5, vom 5. Jahr ab je 3 oder 4 Weichbastzonen, sodaß er an einem 136jähr. Stamm deren 430 zählen konnte. Hielscher hatte dabei natürlich nur den Weichbastzuwachs an solchen Stellen im Auge, die einen geförderten Bastzuwachs aufwiesen und gerade hier sind es die regelmäßig auftretenden radialen Hartbastbündel, die den sonst deutlich zonenartigen Weichbast oft genug als unregelmäßig angelegtes Gewebe erscheinen lassen. Von Stellen mit gemindertem Bast- (aber vermehrtem Holz-)zuwachs spricht er nicht; und doch ist gerade ein Vergleich unter diesen beiden besonders interessant.

Rinde und Bast scheiden sich meist schon makroskopisch — wenigstens bei 40- und mehrjährigen Stämmen — in 2 Zonen. Während nämlich die Rinde infolge des in ihr auftretenden Steinzellenrings mit tangentialer Anordnung dessen Richtung im großen und ganzen annimmt (das Periderm und die obersten Rindenzellen sind ohnehin tangential ausgebildet), zeigt der Bast eine mehr radiale Anordnung, was vor allem durch die zwischen den Markstrahlenzellen im Bast radial angeordneten Sklerenchymfasergruppen bedingt ist. In Fig. 3 ist die durch tangential angeordnetes Steinzellengewebe charakterisierte Rindenzone ganz schwarz gehalten, während die

[1]) Über den jährlichen Bastzuwachs einiger Bäume (1883).

durch viel radial angeordnetes Sklerenchymfasergewebe auffallende Bastzone durch zur Rindenzone senkrechte, kleine Striche bezeichnet ist. Durch Färben der verholzten Elemente mit Phloroglucin und Salzsäure treten diese beiden Zonen außerordentlich deutlich und schön hervor.

An einzelnen Stellen sieht man nun, wie die radiale Zone völlig verschwunden zu sein scheint, während die tangentiale sich normal ausgebildet hat. (Fig. 3, a, b, c.) Es sind dies, wie man deutlich sieht, immer Stellen geförderten Holzzuwachses, während an zuwachs-

Fig. 11. Darstellung der im Bast und in der Rinde auftretenden Steinzellgruppen an einer Stelle stark vermehrten und stark verminderten Bast- bezw. Holzzuwachses. st 1—st5 früher zusammenhängende Steinzellringe; aa Grenze zwischen Bast und Holz, s1—s5 Scheinstrahlen; p = Periderm. $^{12}/_{1}$.

geminderten Stellen die radiale Bastschicht meist mächtig entwickelt ist (Fig. 3, α, β, γ, δ). Die mikroskopische Untersuchung ergab zwar, daß auch da, wo makroskopisch die radiale Zone völlig zu fehlen schien, immer eine geringe Zahl von Bastzellen vorhanden war, ihre Anzahl erwies sich jedoch als viel geringer als das Alter des Baumes. Es wurde also an solchen Stellen vielleicht während Dezennien kein Weichbast vom Cambium ausgebildet, während der

Holzzuwachs gefördert war. Ein anschauliches Bild von den oben geschilderten Verhältnissen gibt die ohne Details bei schwacher Vergrößerung entworfene Fig. 11. Es ist eine Stelle gewählt, an der geförderter und geminderter Bastzuwachs vorhanden sind. Die radiale Bast- und die tangentiale Rindenzone treten deutlich hervor, ebenso daß letztere an der Stelle geförderten Holzzuwachses fast allein entwickelt ist. Andererseits ist, wie man bemerkt, die Entwicklung der Bastzone ganz außerordentlich da gefördert, wo der Holzzuwachs zurückgeblieben ist. Ja es tritt hier sogar (links am Rand) der Fall ein, daß die Tangentialzone mehr und mehr zurücktritt; dies ist allerdings nur dann der Fall, wenn der Bastzuwachs auf eine längere Strecke (10 mm ca. als Minimum) gleichmäßig gefördert ist. An solchen Stellen kann dann unter Umständen auch nur mehr ein nicht geschlossener Steinzellenring auftreten (st_1 in Fig. 11 punktiert, wie alles verholzte Gewebe des Bastes). Dort aber, wo ältere Rinde sich unter normaleren Umständen entwickelte, tritt regelmäßig in tangential-länglichen Gruppen angeordnetes Steinzellengewebe in mehreren Zonen auf (vgl. Fig. 11), während nach Hielscher nur ein einziger Hartbastring (i. e. Steinzellenring) existiert. Vielleicht hat dieser Autor auf Geschlossensein desselben besonderen Nachdruck gelegt, was allerdings nur dem primären Ring, und auch dem nur kurze Zeit, eigentümlich zu sein scheint.

Die im vorhergehenden besprochene Steigerung des Bastzuwachses an Stellen geminderten Holzzuwachses verdient ganz besonders betont zu werden, da etwas ähnliches meines Wissens noch nicht konstatiert werden konnte. Zum ersten Mal hat v. Tubeuf im Katalog der Ausstellung der Staatsforstverwaltung (1906) Seite 7 in Kürze darauf hingewiesen.

Die Markstrahlfortsetzungen im Bast lassen zwischen sich das verholzte, zumeist radial angeordnete Sklerenchymfasergewebe in größeren oder kleineren Gruppen erkennen; insbesondere die Scheinstrahlen (s_1—s_5) führen im Bast solches Gewebe. Durch sekundär dazwischen tretendes Bastgewebe sind diese Gruppen entstanden, während die Markstrahlen im Bast sich kontinuierlich fortsetzen, ja sogar sich verzweigen können; andererseits kommen auch Vereinigungen von mehreren Markstrahlen zu einem einzigen vor.

Zur zahlenmäßigen Feststellung der Kork-, Rinden- und Baststärken wurde die untenstehende Tabelle entworfen, wobei 6 verschiedene alte Hainbuchen untersucht wurden. Es sind dies, soweit nicht durch ein max. (= maximum), gekennzeichnet, Durchschnittszahlen, die leider je älter das Material, um so unsicherer und ungenauer werden. Daß bei einjährigen, wie 3—4jährigen Hainbuchen-

zweigen, trotz der schon sichtbaren Welligkeit des Holzes, ein Unterschied im Zuwachs des Bastes an Holz-Ein- und Ausbuchtungsstellen nicht bezeichnet ist, beruht darauf, daß infolge des z. T. noch unverholzten letzten Jahrringes (das Material wurde im Juni untersucht) eine genaue Grenze zwischen Holz und Bast noch nicht zu finden war. Eine scharfe Grenze zwischen Rinde und Bast fehlt den Stellen, die infolge gesteigerten Holzzuwachses eine nur minimale Weichbastzone aufzuweisen hatten; daher die Angabe: „kann bis auf wenige Zellen reduziert werden."

Alter (Jahre)	Kork	Rinde	Bast an Holzausbuchtungen	Bast an Holzeinbuchtungen
1	37 μ	210 μ	37 μ	37 μ
3—4	40 μ	185 μ	74 μ	74 μ
6	37 μ	197 μ	260 μ	347 μ
10	44 μ	250 μ	693 μ	954 μ
40	200 μ	1 mm	kann bis auf wenige Zellen reduziert werden.	$3^3/_5$ mm
70	200 μ	3 mm max.	do.	$6^1/_2$ mm

Über die Ausbildung des unter starkem Druck entstandenen Bastes, den Fig. 9 bei b z. T. zur Darstellung bringt, wäre zu erwähnen, daß hier eine auffallend stark radiale Anordnung der Bastzellen sich findet, trotzdem radial angeordnete Hartbastbündel hier fehlen. Die Zellwand ist infolge des starken Druckes bedeutend stärker als bei normalen Bastzellen. Die rotbraune, die Zellen erfüllende Substanz, die in KOH etwas, in Alkohol und H_2SO_4 als unlöslich sich herausstellte, geht gegen die Rinde zu in eine schwarze Masse über. Wie Holzzuwachs ist an dieser Stelle auch Bastzuwachs unmöglich, da das Cambium bereits abgestorben ist.

2. Achselhöhlen und Rinnen.

Eine nicht seltene Erscheinung ist das Auftreten von Achselhöhlen, wie sie v. Tubeuf nennt, d. h. Vertiefungen im Stamm unterhalb des Astansatzes. Stärkere Achselhöhlen finden sich, wie schon erwähnt, hauptsächlich bei den Laubhölzern (*Populus*, *Alnus*, *Betula*, *Fagus*, *Aesculus*) vor, was wohl mit dem epitrophen Wachstum ihrer Äste zusammenhängt. Die Gründe für das Auftreten von Achselhöhlen und Rinnen wurden bereits gelegentlich der Erwähnung der Hainbuchenachselhöhlen kurz erörtert, wobei auch hervorgehoben wurde, daß recht wohl auch Festigkeitsmomente mit in Betracht kommen können. Es geht dies eigentlich schon aus dem Wort „Stützleisten" hervor, das v. Tubeuf für die rechts und links unter-

halb des Astes auftretenden, wulstartigen Erhöhungen gebraucht. Erwähnt mag hier noch werden, daß bei Bäumen mit zweizeiliger Zweig- und Knospenanordnung (*Ulmus*, *Carpinus* etc.) die von Wiesner[1]) beobachtete Amphitrophie für uns insoferne von Interesse ist, als sich vielleicht gerade dadurch bis zu einem gewissen Grad die seitliche Leistenbildung erklären läßt, besonders im Verein mit der Epitrophie der Laubhölzer. So ließe sich auch ziemlich natürlich die Tatsache begreifen, daß die Stützleisten mit größerer Entfernung vom Ausgangspunkt (Ast) mehr und mehr verschwinden, da ihnen eben nicht mehr die notwendigen Assimilaten zugeführt werden können. Amphitrophie hat Wiesner übrigens auch für Bäume mit nicht zweizeiliger Anordnung der Zweige resp. Blätter und Knospen konstatiert; dies erklärt sich daraus, daß im Lauf der Zeit nur die lateralen Sprosse sich normal entwickeln, während die Sprosse oben und unten mehr oder weniger verkümmern, sodaß also das Sproßsystem doch lateral ausgebildet erscheint, sogar bei anfangs dekussiert angeordneten Knospen.

Eine Beobachtung, die mir wichtig erscheint für den Zusammenhang zwischen Amphitrophie und Stützleisten, ist die im folgenden mit Zahlen belegte Tatsache, daß bei *Betula*, die nicht selten Stützleisten aufweist, Querschnitte durch diese meist einen deutlich stärkeren Bastzuwachs aufweisen als das normale Holz. An 4 stark welligen Birkenholzquerschnitten wurden je 6—9 Stellen ausgewählt und zwar 2—3 Stellen mit vermindertem Holzzuwachs (unterhalb eines Astes), je 2—3 Stellen, wo die Stützleisten im Querschnitt getroffen waren, und 2—3, wo Holz und Rinde normal entwickelt waren.

	Stärke von Bast + Rinde an		
	normalen Stellen	Stützleisten	Rinnen
1. Querschnitt	2,0, 2,7, 1,9 mm	4,0, 2,9, 4,1 mm	3,5, 3,1, 3,0 mm
2. „	2,2, 2,2 mm	5,4, 5,0 mm	5,8, 2,5 mm
3. „	2,1, 2,2 mm	4,1, 3,2 mm	3,2, 4,7 mm
4. „	2,5, 2,1 mm	5,9, 4,0 mm	2,8, 5,8 mm
Im Durchschnitt	2,2 mm	4,3 mm	3,8 mm.

Aus dieser Tabelle ergibt sich, daß der Zuwachs von Bast + Rinde an Stützleisten fast doppelt so stark ist, als an normalen Stellen und es liegt nahe, die Stellen mit starker Bast- und Rindenentwicklung als die gut ernährten zu betrachten.

Bei *Carpinus betulus* fand sich gerade umgekehrt der geringste Bast- und Rindenzuwachs an den Stellen mit starkem Holzzuwachs,

[1]) Über Trophiien nebst Bemerkung über Anisophyllie. Ber. d. d. bot. Ges. XIII (1895) Seite 10.

und es geht auch daraus hervor, daß die Welligkeit des Hainbuchenholzes nichts mit der der Birke zu tun hat. Auffallend ist jedoch bei dieser noch die weit über normale Stärke von Bast + Rinde an Rinnen, d. h. an den zuwachsschwachen Stellen senkrecht unter den Ästen.

Achselhöhlen in grandioser Ausbildung konnten an einer 17-jährigen, im Garten der forstlichen Versuchsanstalt erwachsenen *Populus balsamea*, die Herr Professor v. Tubeuf fällen ließ und mir zur Verfügung stellte, beobachtet und untersucht werden. Auf Fig. 12

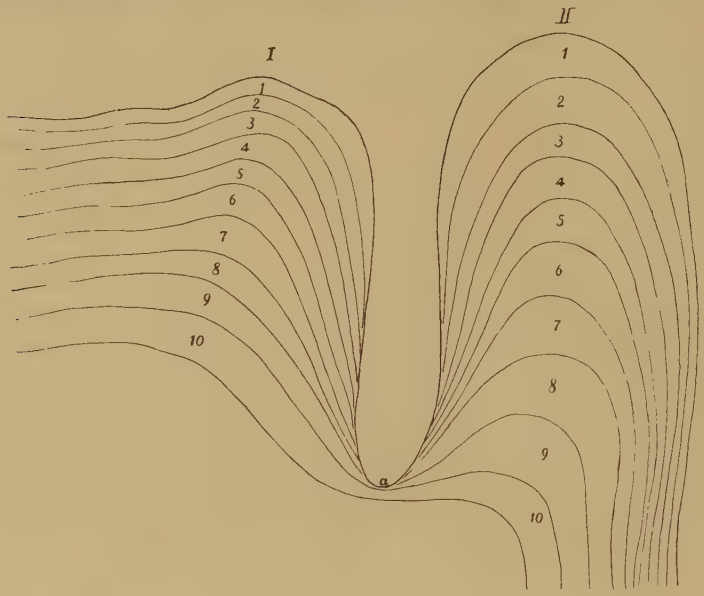

Fig. 12. Jahrringverlauf an einer Achselhöhle von *Populus balsamea*. 1/2.

ist der Verlauf der Jahrringe, wie er makroskopisch sichtbar ist, z. T. dargestellt. Verfolgt man diesen, so findet man bei a nur noch Jahrring 9 und 10 entwickelt (vom Mark aus gerechnet ist es der 8. und 9. Ring), während die 8 übrigen hier zu fehlen scheinen. Unzweifelhaften Aufschluß kann uns darüber nur ein mikroskopischer Querschnitt an dieser Stelle geben; derselbe ist in Fig. 13 gezeichnet. Aus diesem Bild, das nur die Zelllumina darstellt, sehen wir, wie sehr uns das makroskopische Bild täuschte; denn nicht nur Jahrring 9 ist noch normal entwickelt, sondern auch Ring 6, 7 und 8 sind noch deutlich vorhanden, wenn auch auf wenige Gefäße und Libriformzellen beschränkt. Ring 6, 7 und 8 haben nur etwa 1/4 der Breite von Ring 9, der im Bild nur etwa zur Hälfte gezeichnet ist. Jahrring 5 ist merkwürdigerweise nur mehr teilweise entwickelt und zwar

sehen wir rechts noch 1 Gefäß und 2 Libriformzellen, die ihm angehören, während links keine Zelle mehr von ihm ausgebildet werden konnte. Trotzdem also ohne Zweifel 4 Jahrringe an dieser Stelle fehlen, scheint das Cambium noch nicht abgestorben gewesen zu sein. Im Gegensatz zu *Carpinus betulus* und andern von mir untersuchten Bäumen treten bei *Populus* keine Spätholzbänder durch Vereinigung der Spätholzzonen unter Ausscheidung des Frühholzes auf, was aber wohl nur auf die sehr breiten Jahrringe des genannten Baumes zurückzuführen sein dürfte. Dagegen konnte bei diesem eine Abnahme der

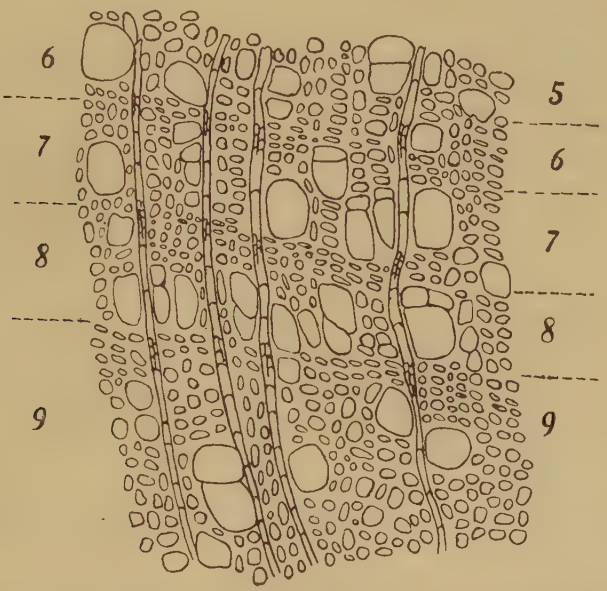

Fig. 13. Querschnitt durch die in Fig. 12 mit a bezeichnete Stelle in der Achselhöhle von *Populus balsamea*. Jahrring 9 normal, 8, 7, 6 schwach, 5 nur teilweise entwickelt. $^{100}/_{1}$.

Zellwandstärke des Libriformgewebes bei Abnahme der Jahrringbreite konstatiert werden.

Für Jahrring 9 beträgt die Stärke der Zellwand im Durchschnitt 6,7 μ, für Jahrring 7 und 8 5,4 μ, für Jahrring 5 und 6 nur 4,7 μ. Auf Fig. 13 sind diese Verhältnisse unberücksichtigt geblieben, da sie nur mit starker Übertreibung der tatsächlichen Verhältnisse deutlich würden. Selbstverständlich weisen die schwächeren Zellwände auf eine geringere Ernährung hin.

Zur Untersuchung der Frage, ob die enormen Achselhöhlen bei *Populus balsamea* nur durch verminderte Nahrungszufuhr der senkrecht unter dem Ast gelegenen Stelle bewirkt wurden oder ob wir

es auch mit erhöhter Nahrungszufuhr der rechts und links von der Achselhöhle gelegenen Stellen zu tun haben, wurde die Ringbreite an 4 Stellen des Stammquerschnitts untersucht (I, II, III, IV). I und II sind die auf Fig. 12 sichtbaren Wülste (Stützleisten), während III und IV Stellen mit normalem Zuwachs darstellen; und zwar ist III näher an I, IV näher an II gelegen, beide genau 10 cm davon entfernt; diese Stellen sind daher vor allem mit einander zu vergleichen.

Jahrring	I	II	III	IV	Mittel aus III und IV
10	6 mm	12 mm	12 mm	10 mm	11 mm
9	14	14	11	9	10
8	8	14	11	9	10
7	10	14	11	5	8
6	9	15	9	9	9
5	8	16	8	5	6,5
4	9	16	8	5	6,5
3	6	14	7	5	6
2	8	15	6	5	5,5
1	6	15	10	2	6

Man sieht aus dieser Tabelle, daß die Ringbreite bei I keine wesentliche Vergrößerung erfahren hat, im Gegenteil öfters nicht unerheblich hinter der Ringbreite bei III zurückbleibt. Anders ist das Verhältnis zwischen II und IV. Auch III gegenüber erscheint Wulst II noch erheblich im Zuwachs gefördert.

Worin diese einseitige Wuchsförderung ihren Grund hat, konnte nicht ermittelt werden.

In Kürze sei noch auf die Rinnenbildung verwiesen, die sich grundsätzlich von der Achselhöhlenbildung wohl kaum unterscheidet. Die schönsten, viele Meter langen Rinnen sah ich im Lärchenwald bei Tegernsee an alten Buchen. Der Hauptgrund für diese Erscheinung ist hier, wie ich mich überzeugen konnte, sicherlich der Umstand, daß starke, aber infolge ihrer tiefen Lage am Stamm unterdrückte und daher sehr gering belaubte Äste nicht imstande sind, die senkrecht unter dem Astansatz gelegenen Stellen mit hinreichender Nahrung zu versorgen. Da aber von anderer Seite Assimilate nicht zugeführt werden können, müssen zuwachsgeminderte Stellen entstehen. Von Interesse wäre auch hier die Frage, ob an den betreffenden Stellen eine Bastvermehrung zu finden ist. Da mir aber trotz meiner Bemühungen kein Material vom genannten Ort zugänglich war, ist eine Beantwortung vorläufig unmöglich. Vielleicht kann ein andermal hierüber berichtet werden.

3. Exzentrisches Wachstum der Seitensprosse.

Hierher gehört die Epi- resp. Hypotrophie der Äste unserer Holzgewächse, wobei jedoch nur solche extreme Fälle in den Rahmen dieser Arbeit gehören, in denen die cambiale Tätigkeit so stark vermindert ist, daß sie schließlich an einer Stelle — bei normalem Wachstum der übrigen Teile — zum Aussetzen von Jahrringen führt.

Besonders instruktiv erschien mir ein stark hypotroph ausgebildetes Stammstück[1]) von *Juniperus nana*, das ich vom Stripsenjoch

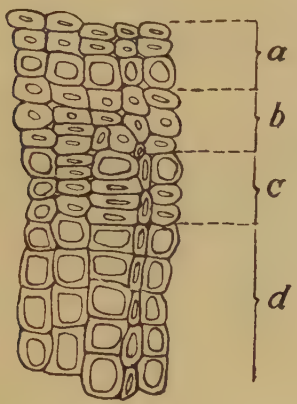

Fig. 16.

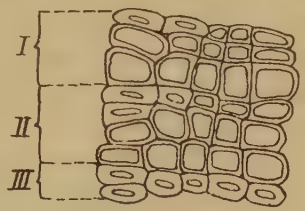

Fig. 17.

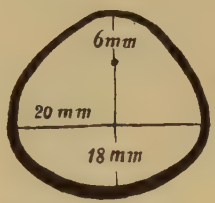

Fig. 14

Fig. 14. Querschnitt durch ein stark hypotrophes Stammstück von *Juniperus nana*. Radius der Oberseite 6 mm, unterseits 18 mm. Bast + Rinde (schwarz) ebenfalls hypotroph. 1/1.

Fig. 16. Stark vergrößerter Querschnitt des schmalen Endes von Fig. 15. Bedeutung der Buchstaben die gleiche wie in Fig. 15. d = Frühholz eines normalen Jahrringes.

Fig. 17. Querschnitt durch eine Stelle von *J. nana*, wo im gleichen Jahrring (I und II) nebeneinander verdickte und nicht verdickte Breitfasern auftreten. Spätholz des Jahrringes III normal.

im Kaisergebirge in ca. 1200 m Höhe gesammelt hatte. Das Alter dieses Stammstückes belief sich auf 37 Jahre, die beiden Durchmesser sind 20 und 24 mm, verhalten sich also wie 1 : 1,2 (Fig. 14). Das Exzentrizitätsverhältnis ist 3 : 1, d. h. der Radius der hypotrophen Unterseite ist 3 × so groß (18 mm), als der der Oberseite (6 mm). Deutlich setzte ein exzentrisches Wachstum erst mit dem 7. Jahr ein; bis dahin sind die Jahrringbreiten beiderseits ziemlich gleich-

[1]) Da bei *Juniperus nana* das Stämmchen am Boden liegt, findet sich hier die sonst nur Seitensprossen zukommende Hypotrophie.

heitlich ausgebildet. Diese 7 ersten Jahrringe nehmen oberseits ziemlich genau die Hälfte des 6 mm starken Radius ein (mittlere Ringbreite also fast $^1/_2$ mm), sodaß für die noch folgenden 30 Jahrringe nur mehr die andere Hälfte des Radius zur Verfügung steht. Selbst bei starker Vergrößerung findet man aber nur 21 Ringe (inklusive der ersten 7), oberseits ausgebildet, 16 fehlen also.

Dieses lokale Aussetzen der Jahrringe auf der Oberseite nun geschieht ganz ähnlich wie bei der Hainbuche. In Fig. 15 ist es bei schwacher Vergrößerung ohne Details dargestellt. Man sieht hieraus, daß sich die schmalen Jahrringe so eng aneinander legen, daß die (nichtschraffierte) Frühholzzone völlig verschwindet und nur mehr (schraffiertes) Spätholz zur Ausbildung gelangen kann, wodurch, wie

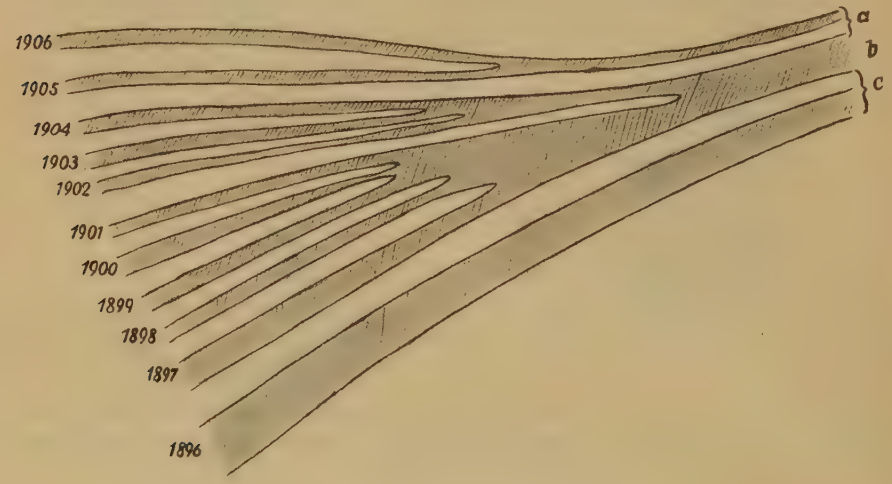

Fig. 15. Spätholzbänder von *Juniperus nana*. $^{40}/_1$.

bei der Hainbuche, ein Spätholzband entsteht. In extremen Fällen, wie in Fig. 15 dargestellt, können sich 2 und mehr solcher Spätholzbänder zu einem Spätholzband „2. Ordnung“ vereinigen. In unserer Figur speziell ist zu sehen, wie die Spätholzzonen von 8 Jahrringen (1897—1904) am Ende in ein einziges Band (b) verschmelzen; a ist aus 2 Früh- und 2 Spätholzzonen entstanden, c ist normal.

In Fig. 16 ist die Ausbildung der Zellen am schmalen Ende bei starker Vergrößerung gezeichnet. Die Bezeichnung mit Buchstaben korrespondiert mit der in Fig. 15. Wie man sieht, besteht das oberste Spätholzband (a), das ja das Produkt zweier Jahrringe ist, aus 1 Rundfaserzellreihe und 2 Breitfaserzellreihen; hier braucht also der Zuwachs noch nicht notwendigerweise in einem Jahr völlig sistiert zu haben, vielmehr konnten ganz wohl in einem Jahre

1 Früh- und 1 Spätholzzelle, im andern nur 1 Spätholzzelle ausgebildet worden sein. Das zweite Spätholzband (b) dagegen, aus 7 Jahrringen und der Spätholzzone des 8. entstanden, hat nur 3 Breitfasern aufzuweisen. Nun darf man fast mit Sicherheit annehmen, daß die unterste, an Jahrring c angrenzende Zellreihe von b im nämlichen Jahr entstand, wie die oberste (Frühholz-)Zellreihe von c, da für den Fall, daß nur eine Zelle innerhalb eines Jahres zur Ausbildung kommt, es sich immer um eine Spätholzzelle handelt, wogegen mir noch nie eine Frühholzzelle ohne abschließende Spätholzzelle vorkam, ausgenommen bei plötzlicher Wachstumsunterbrechung während der Zeit der Frühholzbildung. Daher muß gefolgert werden, daß in unserm Fall während 7 Jahren nur zwei (Breitfaser-)Zellreihen gebildet wurden, daß also sicherlich 5 Jahre lang vom Cambium auch nicht eine Zelle produziert wurde. Trotzdem starb aber das Cambium an dieser Stelle keineswegs ab, sondern konnte bei günstigeren Bedingen wieder in Funktion treten, wie dies auf unserer Zeichnung ja zu sehen ist.

Was die Ausbildung der Zellwand bei den Spätholzzellen von *Juniperus nana* anlangt, so herrscht in diesem Punkte große Unregelmäßigkeit. Während aus Fig. 16 deutlich hervorgeht, daß trotz der so enorm reduzierten Zellbildung dennoch die Breitfaserzellen normale Verdickung ihrer Wände aufzuweisen haben, zeigt Fig. 17 einen Schnitt, wo im gleichen Jahrring (I und II) die Breitfaserzellen z. T. normal verdickt sind, z. T. aber nur eine ebenso dünne Zellwandung besitzen, wie sie normaler Weise nur den Frühholzzellen zukommt; das Spätholz des untersten Jahrrings (III) hat regulär verdickte Wände. Im allgemeinen zeigten nur die nahe der Rinde gelegenen Jahrringe ein Dünnbleiben ihrer Breitfaserzellwände, während die inneren oft auch nur aus wenigen Zellen bestehenden Jahrringe normal verdickte Spätholzzellen hatten. Das Auftreten von verdickten und nicht verdickten Zellwänden von Breitfasern in ein und demselben Jahrring ist, wie mir erst nach meinen Untersuchungen über diesen Fall bekannt wurde, schon früher, wenn auch an andern Holzarten beobachtet worden.

Von ganz besonderem Interesse ist ferner, daß bei dem von mir untersuchten Stammstück von *J. nana* — und es liegt die Annahme nahe, daß wir es mit einem spezifischen Merkmal von *Juniperus* zu tun haben — die Hypotrophie von Bast und Rinde begleitet ist. Man vergleiche Fig. 14, wo Bast und Rinde schwarz gehalten ist. Wiesner, der sich Jahrzehnte lang mit den Trophien beschäftigte, kommt zu dem Resultat,[1]) daß „die Heterotrophie des

[1]) Über das ungleichseitige Dickenwachstum des Holzkörpers infolge der Lage. Ber. d. d. bot. Ges. X (1892) 10.

Holzes in der Regel von einer deutlich wahrnehmbaren Heterotrophie der Rinde nicht begleitet zu sein scheint.“ Nur für die Tiliaceen und Annonaceen fand Wiesner,[1]) daß mit der Epitrophie des Holzes auch solche der Rinde Hand in Hand gehe, ferner erwähnt er noch eine nur mikroskopisch sichtbare Hypotrophie der Rinde an den Seitenästen von *Äsculus Hypocastanum*. In unserm Fall ist die Hypotrophie der Rinde, wie aus unserer Fig. 14 und den nachfolgenden Zahlen hervorgeht, sehr gut makroskopisch sichtbar: Rinden- + Baststärke an der hypotrophen Seite 0,9—1,2 mm, an der entgegengesetzten Seite 0,3—0,4, also etwa $^1/_3$ der hypotrophen Rinde. Nach J. Moeller[2]) besteht der Bast von *J. communis* (womit *J. nana*, der ja vielfach nur als Varietät von *communis* gilt, völlig übereinstimmt) aus tangentialen, einreihigen Bastfasern, die durch meist 3 dünnwandige Parenchymzellen von einander getrennt sind; die Bastfasern sind überaus stark verdickt. Wird der Abstand zwischen diesen größer, so treten zwischen je 2 dickwandige Bastfasern noch eine oder mehr tangentiale Reihen dünnwandiger Bastfasern dazu, die sich erst in der Folge verdicken. Daher findet man in der lebenden Rinde abwechselnd Bastfaserreihen im verschiedensten Grad der Verdickung, durchaus unabhängig von ihrem Alter. Alle diese Verhältnisse traten in der von mir untersuchten *Juniperus*-Rinde sehr deutlich zu Tage. In der hypotrophen Rinde fanden sich aber durchschnittlich 28 solcher Breitfaserreihen, wovon 10 sehr stark verdickt waren, während in der schwach entwickelten Rinde nur 12, davon 5 stark verdickte vorzufinden waren. Es zeigt sich so deutlich, daß das Cambium auch nach der Bastseite zu nur schwach in Tätigkeit war und die Annahme, daß der Bastzuwachs, wie wir dies ja für den Holzzuwachs nachweisen konnten, mehrere Jahre sistiert hat, liegt um so näher, als normal viel weniger Bast- als Holzzellen gebildet werden. Auffallend ist die Übereinstimmung hinsichtlich der Stärke des hypotrophen Holzteiles und der Rinde gegenüber den im Zuwachs zurückgebliebenen Stellen. Sowohl Holz wie Rinde sind an der hypotrophen Seite 3 × so stark als an der entgegengesetzten Seite.

Auch die Borkebildung zeigte ein entsprechendes Verhalten, indem sie an der hypotrophen Seite sichtlich gefördert war.

Daß der Hauptgrund für den ungleichen Zuwachs von Holz und Rinde bei *J. nana* in einer, wenigstens bis zu einem gewissen Grade erblichen Hypotrophie ist, scheint mir für diesen Fall außer Zweifel.

---

[1]) Über die Epitrophie der Rinde und des Holzes bei den Tiliaceen und Annonaceen. Ber. d. d. bot. Ges. (1894) Generalversammlungsheft.

[2]) Anatomie der Baumrinden (1886).

Nebenbei mag wohl noch der übrigens nicht übermäßig hohe alpine Standort die Exzentrizität noch erhöht haben, was nach Rosenthal[1]) in hohen Lagen eine häufige Erscheinung ist.

Wir müssen hier auch kurz der unterirdischen Seitensprosse und der Wurzeln gedenken, wenigstens soweit als für sie Heterotrophie in Betracht kommen kann. Ihre sonstige, meist stark unregelmäßig exzentrische Ausbildung, wie sie uns in den sog. Brettwurzeln entgegentritt, wird im folgenden Abschnitt behandelt.

Schon 1877 hatte Kny[2]) festgestellt, daß horizontal verlaufende Wurzeln heterotropher Bäume nicht heterotroph sind, sobald sie sich unterm Erdboden befinden, wogegen entblößte Wurzeln die entsprechende Heterotrophie zeigten, sich mithin wie oberirdische Seitensprosse verhielten. Daraus schloß Kny, daß die den Wurzeln nach ihrer Entblößung in gleicher Weise zukommenden Faktoren (Licht, Feuchtigkeit, Wärme) die Ursache für Heterotrophie bilden, daß die Schwerkraft dagegen bedeutungslos sei. In einer neuen Arbeit[3]) dieses Autors werden die vorgenannten Ergebnisse durch zahlreiche Beispiele bestätigt und erweitert und ganz allgemein zeigte es sich, daß im Boden befindliche Wurzeln ein ganz unregelmäßiges Wachstum aufwiesen, das aber sofort aufhörte, wenn sie entblößt wurden, was deutlich eine den oberirdischen Seitenzweigen entsprechende Exzentrizität der Jahresringe zur Folge hatte. — Dies mag genügen zum Verständnis für den Zusammenhang ober- und unterirdischer Seitensprosse.

4. Brettwurzeln[4]).

Als erbliche Exzentrizität müssen wir den Wurzelanlauf der Stammbasis auffassen, bei dem die vom Stamm ausgehenden Wurzeln oberseits in der Regel hervorragend breite Jahrringe ausbilden, während die zumeist in der Erde befindliche Unterseite eine sehr reduzierte Jahrringbildung aufzuweisen hat. So entstehen die Brettwurzeln, wie uns Fig. 18 eine, übrigens noch nicht besonders extreme im Querschnitt zeigt.

Eine von mir untersuchte Fichtenbrettwurzel zeigte ein Exzentrizitätsverhältnis von 1 : 8, d. h. der Radius oberseits war 8mal so

[1]) Über die Ausbildung der Jahresringe an der Grenze des Baumwuchses in den Alpen. Dissert. Berlin (1904).

[2]) Bot. Ztg. (1877) 146.

[3]) Über das Dickenwachstum des Holzkörpers der Wurzeln in seiner Beziehung zur Lotlinie. Ber. d. d. bot. Ges. XXVI (1907).

[4]) So nennt v. Tubeuf mit Anlehnung an tropische Verhältnisse die vor allem nahe dem Wurzelanlauf auf Querscheiben stark unregelmäßig exzentrisch erscheinenden Wurzeln.

groß als der unterseits. Während auf der Oberseite makroskopisch deutlich 47 Jahrringe ermittelt werden konnten, fanden sich auf der entgegengesetzten Seite trotz mikroskopischer Untersuchung nur 35 vor, sodoß also auch hier, wenngleich mit Unterbrechungen, das Cambium keinen Zuwachs gebildet hatte[1]); trotzdem war es noch lebend. Das exzentrische Wachstum hatte vom 6. Jahr an begonnen und zwar zuerst auf der Unterseite mit stärkeren Jahrringen eingesetzt, wo es 5 Jahre dauerte, dann war ca. 6 Jahre der Zuwachs beiderseits gleichstark, bis endlich vom 17. Jahr an sich oberseits ganz enorm starke Ringe einstellten. Diese 30 (47—17) breiten Ringe nehmen einen Raum von 14 cm ein, die diesen entsprechenden, teilweise allerdings nicht vorhandenen Jahrringe unterseits nur 3 bis 4 mm (!!). Oberseits finden sich einzelne Jahrringe mit 14 mm Stärke vor.

Fig. 18. Querscheibe aus dem Wurzelanlauf einer Fichte. Ca. 1/2.

Die anatomische Untersuchung ergab, daß auch hier sich nicht selten zwei oder mehr Jahrringe in der Weise vereinigten, daß sich deren Spätholzzonen unter Ausscheidung des Frühholzes aneinander legten. Seitlich, wo ebenfalls ein sehr geringer Zuwachs stattgefunden hatte, konnte auch Aussetzen von einzelnen Ringen beobachtet werden. Ein regelmäßiges Verhältnis im Auftreten von Früh- und Spätholz konnte nicht beobachtet werden. Vielmehr ist dasselbe sehr wechselnd. Bei den sehr breiten Jahrringen oberseits tritt das Spätholz ganz in den Hintergrund, während die sehr engen Jahrringe unterseits fast nur aus Herbstholz

[1]) Vergl. Th. Hartig (Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Holzpflanzen, Bt. Ztg. [1859] 109), der bereits das Aussetzen von Jahresringen an Rotbuchenstöcken auf der Querfläche infolge starken Wurzelanlaufs konstatiert.

bestehen. Verdickte Rundfasern fehlen den schmalen Jahrringen vollständig, und scheinen auch bei breiten Ringen zurückzutreten, sodaß der Übergang vom Früh- zum Spätholz nicht selten ziemlich unvermittelt ist. Dies stimmt auch überein mit den Ergebnissen von K. Hermann Fischer[1]) und Kraus[2]). R. Hartig[3]) führt das Fehlen der Rundfasern bei Stammstücken auf die schlecht ernährten und infolgedessen schmalen Jahrringe zurück.

Durch völlig unregelmäßig-exzentrisches Wachstum, das bald unten, bald oben, bald seitlich stärker oder schwächer sein kann, unterscheiden sich vom Wurzelanlaufholz, das immer auf der Außenseite die breitesten Jahrringe aufweist, die eigentlichen Wurzeln.

Ihr unregelmäßiges Wachstum, sowie die von Mohl[4]) konstatierte Tatsache, daß die Wurzelringe — eine gewisse Jugendperiode ausgenommen — erheblich schmäler sind als die des Stammholzes, lassen es sehr wohl begreiflich erscheinen, daß ein völliges Aussetzen bei denselben eine relativ häufige Erscheinung ist. Darauf hat schon Mohl (l. c. S. 228, Anmerk.) mit folgenden Worten hingewiesen: „Es kommt bei Wurzeln mit exzentrischem Wachstum gar nicht selten vor, daß 2 auf der entwickelteren Seite deutlich geschiedene Jahrringe auf der schmäleren vollkommen zu einem einzigen zusammenfließen. Es ist allerdings eine bei den Wurzeln von Laubhölzern häufigere und in weit höherem Grade hervortretende[5]) Erscheinung, sie findet sich aber auch bei den Nadelhölzern und namentlich bei den Weißtannenwurzeln sehr entschieden."

Als Beispiel für diese Behauptung führt Mohl (l. c. S. 273) eine Eschenwurzel an, bei der er das Aussetzen von 8 Jahrringen an der schmäleren Seite konstatiert, hebt aber dabei hervor, daß diese Angabe infolge der schwierigen Unterscheidung der sehr „dünnen" Jahrringe etwas unsicher ist. Bei den Birkenwurzeln mit ihren scharf begrenzten Jahrringen ist dies jedoch nicht der Fall und „man erkennt daher in einer solchen Wurzel, daß ein Teil der auf der dickeren Wurzelseite gelegenen Jahrringe sich gegen den dünneren

[1]) Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Markstrahlgewebes und der jährlichen Zuwachszonen im Holzkörper von Stamm, Wurzel und Ästen bei *Pinus Abies*. Dissertation, Regensburg (1885).

[2]) Mikroskopische Untersuchungen etc. Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. V. (1864) 150.

[3]) Lehrbuch der Anatomie und Physiologie (1891) S. 88, 89; 275, 276.

[4]) Einige anatom. und physiol. Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln (Bot. Ztg. [1862]).

[5]) Nach den Untersuchungen über exzentrische Fichtenwurzeln in einer weiter unten zitierten Arbeit von Fabricius scheinen auch bei den Nadelholzwurzeln ganz extreme Verhältnisse vorzukommen.

Teil der Wurzel hin auskeilt. Hierbei wird der aus Gefäßen und weiteren Zellen bestehende, innere Teil eines solchen Jahrringes allmählich dünner, seine Gefäße nehmen an Größe ab und fehlen gegen den Rand hin ganz, zuletzt verschwinden auch die Prosenchymzellen und es trifft die aus zusammengedrückten Zellen bestehende Grenzzone mit der des unterliegenden Jahrringes zusammen, mit welcher sie verschmilzt. Die Entstehung dieses Verhältnisses ist nicht anders zu erklären, als durch die Annahme, daß in einzelnen Jahren an den dünnen Stellen solcher Wurzeln auf einer gewissen Strecke die Bildung eines Jahrrings vollkommen unterbleibt."

Man sieht aus der infolge ihrer Wichtigkeit für unsere Arbeit ad verbum angeführten Stelle, die mir erst nach Abschluß meiner Untersuchungen bekannt wurde, daß Mohl die schon des öfteren hervorgehobene Tatsache, daß beim Auftreten sehr enger Jahrringe diese sich unter Ausscheidung des Frühholzes (so nenne ich hier nicht ganz korrekt alle nicht plattgedrückten Zellen) zu einem Spätholzband vereinigen können, für das Wurzelholz bereits bekannt war.

Neuerdings hat Fabricius[1]) auf das häufige Ausbleiben zahlreicher Jahrringe bei stark exzentrischen Fichtenwurzeln hingewiesen und insbesonders auf die interessante Tatsache, daß auch im Wurzelholz das Cambium Jahrzehnte lang im Zustand latenter Teilungsfähigkeit sich erhalten kann. In einem extremen Fall waren auf der entwickelteren Wurzelseite 50 Jahrringe mehr ausgebildet als auf der weniger entwickelten Seite. Übrigens pausiert, wie Fabricius betont, „das Cambium nicht die ganze Zahl der Differenzjahre, sondern tritt von Zeit zu Zeit wieder einmal in Teilung und bildet dann zwar schmale, aber immer mehrere Zellen breite Jahrringe."

Die Ursachen des unregelmäßig-exzentrischen Wachstums der Wurzeln sind nicht geklärt. Die uns hier mehr interessierende Frage, ob eine Seite der Wurzeln besonders im Wuchs gefördert sei, beantwortet Mohl (l. c.), ohne jedoch bei der Schwierigkeit der Untersuchung definitiv zu entscheiden, dahin, daß im allgemeinen bei größerer Entfernung vom Stamme die untere Seite der Wurzel die stärker entwickelte, die obere also die geringer zuwachsende zu sein pflege.

Die Wirkung des Bodendruckes möchte ich nicht, wie oft geschieht, in den Vordergrund stellen; denn der plötzliche, völlig unvermittelte Wechsel zwischen äußerst schmalen und breiten Jahrringen

[1]) Untersuchungen über den Stärke- und Fettgehalt der Fichte auf der bayerischen Hochebene. Naturw. Zeitschr. für Land- und Forstwirtsch. (1905).

an einer Stelle spricht nicht für ihn. Aus dem gleichen Grund scheint mir die Wirkung mechanischer Hindernisse, vor allem der Steine, von nicht so großer Bedeutung. Es gibt ja ohne Zweifel Fälle, wo steiniger Boden die Gestalt der Wurzel völlig bedingt.

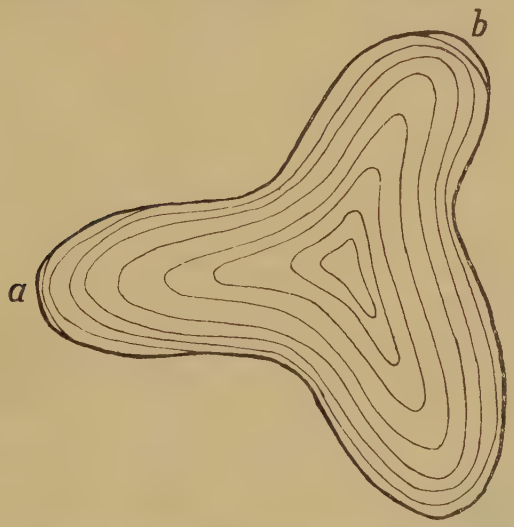

Fig. 19. Querschnitt durch eine in steinigem Boden erwachsene Wurzel mit aussetzenden Jahrringen bei a und b. $^6/_1$.

Der Querschnitt einer solchen Wurzel ist in Fig. 19 dargestellt. An 3 Stellen ist der Zuwachs besonders gehemmt, an 3 anderen, steinfreien Stellen verhältnismäßig gefördert, bei a und b finden wir auch aussetzende Jahrringe. Solche Fälle aber sind jedenfalls nicht häufig.

II. Hungern und Ruhen des Cambiums bei mangelnder Ernährung des Individuums.

Während bisher alle jene Fälle behandelt wurden, bei denen es sich um lokales Ruhen des Cambiums bei normalem, oft sogar verstärkten Wachstum aller übrigen Teile handelt, bringt uns der zweite Abschnitt die Fälle von hungerndem und ruhenden Cambium, die durch zu geringe Ernährung des Individuums veranlaßt sind.

Dies ist der Fall bei

1. Unterdrückten Bäumen.

Der Zuwachs einer von mir untersuchten, unter starkem Druck erwachsenen, jungen Tanne, hatte während der letzten 6 Jahre nur

ca. 18 Zellen betragen, wie in Fig. 20, die einen Querschnitt durch die Jahrringe zeigt, zu sehen ist.

Jahrring	Frühholzzonen	Spätholzzonen	Im Ganzen maximal
1 (1906)	1—2	1—2	3
2 (1905)	1	1—2	3
3 (1904)	1—2	1—2	2
4 (1903)	1	1—2	3
5 (1902)	2	2	4
6 (1901)	2	2—3	5

Selbst für den Fall, daß innerhalb Jahresfrist nur 2 Zellenreihen gebildet werden, bleibt das Prinzip der Jahrringbildung meist gewahrt, indem die eine Zelle deutlich dünnwandig, englumig und abgeplattet erscheint. Man sieht daraus, daß auch schlecht ernährtes Tannenholz zumeist dennoch normal verdickte Spättracheiden ausbildet, während R. Hartig in extremen Fällen nach Kahlfraß der Fichte durch die Nonne nur noch dünnwandige Zellen vorfand.

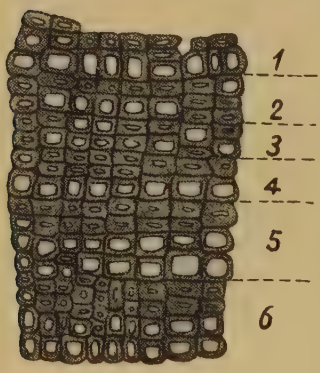

Fig. 20. Querschnitt durch die 6 letzten Jahrringe einer unter starkem Druck erwachsenen jungen Tanne.

Verdickte Rundfasern, die beim normalen Fichten- und Tannenholz als Übergangszone zwischen Früh- und Spätholz erscheinen, kommen bei so schmalen Ringen typisch nicht mehr zur Ausbildung, doch fand ich in mehreren Fällen, daß bei Jahrringen, die aus wenig Zellreihen bestehen, das Spätholz Zellen bildet, die in der Mitte zwischen abgeplatteten Spättracheiden und typischen Rundfasern stehen.

Weiterhin wurde eine unter sehr starkem Druck erwachsene Fichte vom Forstamt Binsfeld, die sich in der Sammlung der bot. Abteilung der forstl. Versuchsanstalt befand, näher untersucht. Sie hatte bei einer Höhe von 95 cm am Wurzelhals einen Umfang von genau 5 cm. Zur Bestimmung des Alters wurden 19 je 5 cm lange Sektionen gebildet und von jeder Anzahl der Jahrringe, sowie Durchmesser mit und ohne Rinde ermittelt, wie nachfolgende Tabelle zeigt.

Höhe über dem Boden (cm)	Durchmesser mit Rinde	Durchmesser ohne (mm)	Anzahl der Jahrringe
0 cm	17,5	14,5	44
5	16,5	12,5	43
10	14,5	12	44
15	14	12	40
20	13,25	11	44
25	14	11	39
30	12,25	10,5	44
35	12,75	10,25	44
40	12	9,75	41
45	11,5	9,25	41
50	12,5	9,5	40
55 cm	10,5	9	35
60	10	8,75	34
65	9,5	8,25	32
70	9	8	32
75	9	7	32
80	8,25	6,25	27
85	7,25	5,5	23
90	6	4,5	19
92,5	6	4	11
93,5	5	3	7
94,5	3,5	2	6

In Fig. 21 sehen wir in der graphischen Darstellung dieser Tabelle vor allem die starke Vollholzigkeit unserer Fichte, die fast bis zum Gipfel (94,5 cm) hervortritt; erst die letzten 5 mm des Gipfels ver-

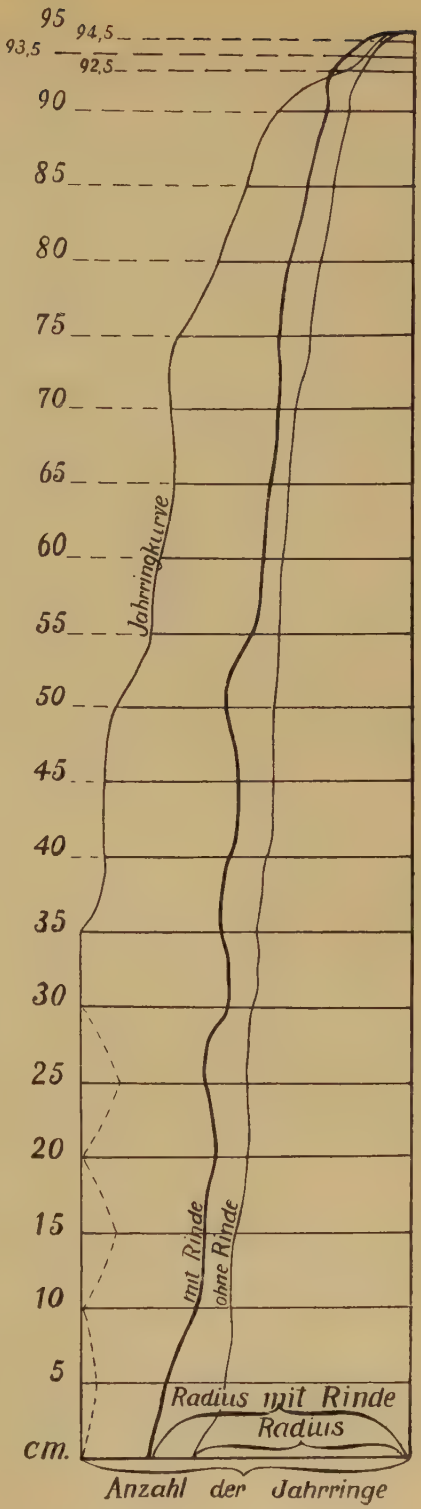

Fig. 21. Darstellung des Wachstumsganges einer sehr unterdrückt erwachsenen Fichte. Die Zahlen links bedeuten die Höhe in cm. Die Anzahl der Jahrringe in einer bestimmten Höhe ergibt sich aus dem senkrechten Abstand der Jahrringskurve von der Baumachse und zwar entspricht 1 mm einem Jahrring. Länge 1 : 5; Stärke 1 : $^1/_4$.

laufen in eine Spitze. Dieses Verhalten beruht auf einem äußerst minimalen Höhenwuchs, indem je 5 cm vom Gipfel entfernt in 90 cm Höhe über dem Boden noch 19, in ½ cm vom Gipfel noch 6 Jahrringe vorhanden sind, sodaß also das Höhenwachstum des Fichtenbäumchens in den letzten Jahren etwa 1 mm pro Jahr betrug. Die Unsicherheit bei der Angabe der Jahrringe im untern Teil des Stämmchens trotz genauester Lupen- und teilweise sogar mikroskopischer Untersuchung beruht auf ganz ungleicher Ausbildung der Jahrringe in verschiedenen Radien infolge häufigen partiellen Aussetzens der Ringe. Wieviele Jahrringe im unteren Stammteil nahe dem Wurzelhals nicht zur Ausbildung kamen, aber oben entstanden, läßt sich mit Sicherheit nicht sagen, da das angebliche Alter dieser Fichte mit 60 Jahren ohne Zweifel viel zu niedrig angesetzt ist. Rechnet man den durchschnittlichen Höhenzuwachs zu 10 mm, was in Anbetracht des äußerst geringen Längenzuwachses der letzten Jahre (1 mm!) eher zu hoch als zu niedrig sein dürfte, so würde sich ein Alter von 95 Jahren ergeben und mithin ein Aussetzen von 51 Jahrringen im untern Stammteil. Hiedurch wird die Vollholzigkeit des Stämmchens leicht verständlich.

In der Tabelle und auch graphisch sind ferner die Durchmesser mit und ohne Rinde dargestellt, aus denen sich die schon makroskopisch auffallende, starke Entwicklung der Rinde vor allem im oberen Teil ergibt, wo sie sogar eine größere Fläche einnimmt als der Holzkörper.

Die anatomische Untersuchung unseres Fichtenstämmchens ergab nichts Neues. Oft fanden sich Jahrringe nur auf einer Seite entwickelt, während sie auf der andern völlig aussetzten. Die Spättracheiden fand ich immer normal verdickt. Auftreten von Spätholzbändern auf kurze Strecken wurde häufig beobachtet.

An unterdrückten Fichtenstämmen hat Bertog[1]) bei seinen in der bot. Abteilung der forstl. Versuchsanstalt ausgeführten Untersuchungen die interessante Tatsache konstatiert, daß Jahrringe, die im mittleren Stammteil aussetzen, tiefer am Stamm wieder erscheinen können. So fehlen innerhalb der letzten 20 Jahre:

in	1,3	m	Höhe	2	Ringe	ganz,	4	Ringe teilweise
„	4,5	„	„	3	„	„	5	„ „
„	7,7	„	„	3	„	„	2	„ „
„	10,9	„	„	1	„	„	1	„ „
„	14,1	„	„	1	„	„	1	„ „
„	17,3	„	„	0	„	„	1	„ „
„	20,5	„	„	0	„	„	0	„ „

[1]) Untersuchungen über den Wuchs und das Holz der Weißtanne und Fichte. Forstl.-Naturwissensch. Zeitschr. (1895) 106.

Bertog führt diese Tatsache des Wiederauftretens aussetzender Jahrringe im untern Stammteil auf bessere Ernährung des letzteren infolge Wurzelverwachsungen mit stärkeren Nachbarn zurück. Eine Tanne, bei der in 7,7 m Höhe der letzte Jahrring teilweise, in 5 m Höhe ganz fehlte und bei 1,3 m wieder angedeutet war, bestärkt ihn besonders in obiger Erklärung. Auch R. Hartig[1]) hält eine Ernährung stark unterdrückter Bäume durch Wurzelverwachsungen mit Nachbarn für möglich und erklärt sich so die Tatsache, daß Bäume mit aussetzendem Zuwachs noch viele Jahre am Leben bleiben können.

2. Entlaubte Bäume.

Über die Wirkung künstlicher Entlaubung auf die Ausbildung des Jahrringes berichtet uns ausführlicher R. Hartig.[2]) Weymouthskiefern, die sich infolge der Möglichkeit exakter Altersbestimmung durch Abzählen der Quirle bezonders zu diesem Zweck eignen, wurden bis auf die Endknospen des Gipfeltriebes entästet.[3]) Infolge dieses Eingriffes bildete sich im Jahr nach der Entlaubung und den darauffolgenden ein Zuwachs nur in den oberen Stammteilen aus, bis nach 5—6 Jahren wieder die nötige Nadelmenge vorhanden war, um durch ihre Assimilationstätigkeit wieder dem ganzen Baum die notwendigen Assimilaten zuzuführen. Auch bei stark unterdrückten Weymouthskiefern konnte Hartig schon damals das Fehlen von 7 Jahrringen konstatieren. Bei sehr stark unterdrückten Exemplaren war der Zuwuchs auf 4—5 Längstriebe beschränkt.

Ein weiteres, interessantes Hungern des Cambiums erwähnt Hartig (l. c.) von einer 27jährigen, unterdrückten Fichtenbüschelpflanzung. Die Jahrringe der einzelnen Pflanzen hatten in diesem Fall an der Innenseite der Büschel viel weniger Zuwachs gebildet, resp. ganz ausgesetzt, sodaß infolgedessen sog. Halbringe gebildet wurden. Als Grund hiefür gibt Hartig die ungenügende Entwicklung der Assimilationsorgane auf der Innenseite gegenüber der Außenseite der Büschel an.

Hier sind ferner zu behandeln Hartigs[4]) Ergebnisse über den Zuwachs von Bäumen, die teilweise oder ganz durch Raupenfraß ihrer Assimilationsorgane beraubt wurden.

---

[1]) Lehrbuch der Anatomie und Physiologie (1891) 272.

[2]) Zeitschr. für Forst- und Jagdwesen (1869).

[3]) Th. Hartig hatte schon früher [Bot. Ztg. (1862) 73ff] an Weymouthskiefern und anderen Bäumen Entlaubungsversuche angestellt und im wesentlichen die auch heute noch gültigen Ergebnisse, wie das Aussetzen der Jahrringe in den unteren Namenteilen zuerst beobachtet.

[4]) Über die Folgen des Nonnenfraßes für die Gesundheit der Fichte. Forstl. Naturw. Zeitschr. (1893) 9. Heft. Über das Verhalten der vom Spanner entnadelten Kiefern im Sommer des Jahres 1895. Dieselbe Zeitschr. (1896) 2. Heft.

Schwach von *Fidonia piniaria* befressene Kiefern zeigten immer normalen Zuwachs, da die vorhandenen Nadeln eben in erhöhtem Grade funktionierten. Kahlfraß der Kiefern im Frühjahr bewirkt einen Zuwachs von nur 0,2—0,28 des normalen (= 1) im Vorjahr; es können die im Herbst des Vorjahres aufgespeicherten Reservemengen zur Neubenadelung verwendet werden und im Herbst des Fraßjahres können Reservestoffe abgelagert werden, die im Frühjahr nach dem Fraßjahr wiederum ein Austreiben der Knospen veranlassen. Somit wirkt Kahlfraß durch *Fidonia piniaria* im Frühjahr nicht tötlich. Allerdings bilden kahlgefressene Kiefern, die sich im folgenden Jahr wieder normal begrünen, nur im obern Teil des Stammes Zuwachs, da eben ein großer Teil der Reservestoffe zur Neu-Ausbildung der Triebe und Nadeln notwendig ist.

Die Erschöpfung an Reservestoffen ergibt sich aus der Tatsache, daß im Nachsommer völlig entnadelte Kiefern, die deshalb im nächsten Jahr absterben, keine Spur von Zuwachs mehr bilden, was nicht der Fall wäre, wenn noch Reservestoffe vorhanden wären.

Gefährlicher ist nach Hartig die Entnadelung durch die Nonne, da sie in den Monaten Mai und Juni erfolgt und daher die vorhandenen Reservestoffe völlig aufbraucht, neue aber nicht mehr zur Ausbildung kommen. Daher können im Jahr nach dem Fraß die Knospen nicht mehr austreiben; das Cambium ist ebenfalls völlig nahrungslos und bildet keinen Zuwachs.

Auch Rauchbeschädigung können, wie Hartig[1]) nachwies, sehr bedeutenden Einfluß auf die Zuwachstätigkeit der Bäume haben. Einmal durch Sistierung der Assimilation bei den kranken Blättern, dann aber auch durch Hemmung des Wurzelwachstums und geringe Wurzelernährung. Die geringere Assimilation genügt nach Hartig nicht zur Erklärung des stark reduzierten, in den unteren Stammteilen oft aussetzenden Zuwachses in den Fällen, wo noch fast die halbe Anzahl der Assimilationsorgane gesund war; denn erwiesener Maßen arbeitet in solchen Fällen die noch vorhandene Blattmasse mit erhöhter Energie, sodaß der Zuwuchs nur wenig nachlassen würde.

Anhangsweise mögen hier die von mir gemachten Untersuchungen über hängende Zweige vor allem der Fichte Erwähnung finden, nachdem kein Zweifel bestehen kann, daß die äußerst dürftige Benadelung der Grund für den geringen, oft aussetzenden Zuwachs ist.

Die Hängezweige stammten von einer alten Fichte und hatten Längen von weit über 1 Meter. Da man die Länge der einzelnen

[1]) Forstl. Naturw. Zeitschr. (1897).

Jahrestriebe an den mit Knospenschuppenresten versehenen Knoten unschwer erkannte, konnte man finden, daß in einem hier näher zu besprechendem Fall ein Sproßsystem mit 16 Jahrestrieben sich ausgebildet hatte. Während ein solcher in den ersten Jahren 8—12 cm lang geworden war, hatte sich seine Länge in den letzten Jahren auf 3—4 cm gemindert. Auf schlechte Wachstumsverhältnisse wies auch die schwache, z. T. grüngelbliche Benadelung hin. Daß durch sie der ganze lange Zweig bis zu seinem Ausgangspunkt mit Nahrung so hinreichend nicht versorgt werden konnte, daß auch die von der benadelten Spitze entferntesten Jahrestriebe noch normale Jahresringe bilden konnten, war von vornherein klar und gab eben den Anstoß zur Untersuchung. Diese wurde ausgeführt, indem durch mindestens jeden zweiten Längstrieb Schnitte gemacht wurden, die folgendes ergaben:

Jahrestrieb	Anzahl der Jahrringe auf der entwickelsten Seite	Sind die Spätholzzellen verdickt?	Finden sich konkav nach außen gekrümmte Zellen?	Stärke des größten Holzradius	Bemerkungen.
1 (1907)	1	ja!	nein!	0,077 mm	ca. 4 Frühholz- und 3 bis 4 Spätholzzellen.
2 (1906)	2	ja!	nein!	0,232 mm	—
4 (1904)	4	ja!	nein!	0,606 mm	der 4. Jahrring sehr schwach
5 (1903)	5	Spätholzzellen d. 5. Jahrringes nein!	im 5. Jahrring ja!	0,780 mm	der 5. Ring sehr schwach
7 (1901)	7	des 7. nein!	im 7. ja!	0,823 mm	—
8 (1900)	8	des 8. nein!	im 8. ja!	0,867 mm	der 8. Ring nur aus 2 Zellreihen
10 (1898)	9	des 9. nein!	nein!	0,987 mm	der 10. Jahrring nur mit 1 Frühholzzelle
12 (1896)	11	lokal vom 5. an nein!	in den 2—3 letzten ja!	0,910 mm	—
14 (1894)	—	—	—	0,910 mm	—
16 (1892)	12	nein!	In den 6—8 letzten Ringen sehr deutlich!	1,215 mm	wo früher exzentrische Ringe waren, sind die letzten sehr reduziert

Es zeigte sich fast regelmäßig, daß lokales Aussetzen von Jahrringen an solchen Stellen auftrat, wo vorher ein oder mehrere Ringe ein stark exzentrisches Wachstum mit dem größten Radius in der Richtung des späterhin aussetzenden Jahrringes aufwiesen. So kommt

es, daß trotz stark exzentrischer Jahrringe das Mark dennoch in der Regel ziemlich im Mittelpunkt liegt.

Bemerkenswert war weiterhin das Auftreten von konkav gegen die Rinde zu sich krümmenden Zellen, deren meines Wissens zum ersten Mal Rosenthal in einer schon zitierten Arbeit Erwähnung tut und auch eine Erklärung hiefür abgibt. In Fig. 22 ist eine Partie mit solchen konkav gekrümmten Zellen dargestellt.

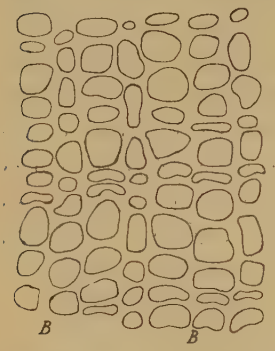

Fig. 22. Querschnitt durch einen Fichtenhängeast mit nach dem Bast zu (B) konkav gekrümmten Zellen.

3. Kaltes Klima mit kurzer Vegetationszeit.

Über den Einfluß des nordischen Klimas nahe der Baumgrenze berichten uns vor allem Middendorf[1]), Kraus[2]) und Kiehlmann[3]). Da es ja selbstverständlich ist, daß das nördliche Klima sich in der gleichen Weise äußert wie das hochalpine, worüber uns eine hübsche Studie von M. Rosenthal vorliegt, soll auf ersteres nur kurz eingegangen werden.

An der sibirischen Baumgrenze überrascht uns, wie Middendorf (l. c.) sagt, „die scheinbar jugendliche Physiognomie des Waldes", der aber bei genauerer Untersuchung „aus verkümmerten Greisen" zusammengesetzt ist. Der äußerst geringe jährliche Holzzuwachs infolge der kurzen Vegetationsperiode, die natürlich relativ wenig Assimilaten erzeugt, sowie infolge des Unvermögens mit den Wurzeln das kalte Wasser und damit anorganische Nährsalze in hinreichender Menge aufnehmen zu können, macht es leicht begreiflich, daß 100-jährige Bäume ganz jugendlich aussehen können.

Über Dickenwachstum strauchartiger Gewächse macht Kraus nähere Angaben, woraus hervorgeht, daß das jährliche Dickenwachstum der von ihm untersuchten Sträucher (*Salix arktica*, *Betula nana*, *Vaccinium uliginosum*, *Dryas oktopetala*) ein äußerst geringes ist und sich zwischen 0,032—0,32 mm bewegt. Die schmälsten Jahrringe, die in höherem Alter der Pflanze bis auf 2 Zellreihen herabsinken können, besitzt *Vaccinium uliginosum* mit einer Durchschnittsringbreite von 0,032—0,035 mm, während ein aus dem Erlanger botanischen

---

[1]) Reisen IV, 630—640.

[2]) Alter und Dickenwachstum ostgrönländischer Holzgewächse. Bot. Ztg. (1837.)

[3]) Pflanzenbiologische Untersuchungen aus Lappland. Helsingfors (1890).

Garten vergleichsweise angeführtes Exemplar dieser Art 0,7 mm Ringbreite im Mittel aufweist, also etwa das 20fache.

Was nun den Einfluß des alpinen Klimas auf die Ausbildung des Holzkörpers betrifft, so gelangt Rosenthal in seiner bereits angeführten Dissertation zu folgenden für unser Thema wichtigen Ergebnissen:

Die Jahrringbreite ist bei allen untersuchten Holzpflanzen der Höhenregion viel geringer als bei den Tieflandsexemplaren derselben Art, was ohne Zweifel auf das dem Pflanzenwuchs ungünstigere Klima zurückzuführen ist. Benachbarte Jahrringe sind nicht selten von ganz verschiedener Breite, da Gewächse in diesen Regionen an der Grenze dessen liegen, was zur Erhaltung des Lebens notwendig ist; jedes Herabgehen unter dieses Maß muß die Weiterbildung ganz verhindern oder wesentlich einschränken. Vollständiges (wenn auch partielles) Aussetzen der Jahrringe hält Rosenthal für sehr verbreitet bei den alpinen Holzgewächsen; dadurch wird häufig eine starke Exzentrizität des Holzkörpers verursacht, die besonders ausgeprägt beim Wurzelhals aufzutreten pflegt.

Die schmalen Jahrringe im Koniferenholz zeigten nicht selten unverdickte Spättracheïden und zwar vor allem bei *Pinus silvestris* und *Pinus montana* var. *uncinata*. Mit dem Fehlen einer Zellwandverdickung hängt nach Rosenthal auch die öfters beobachtete, von mir bereits gelegentlich der Untersuchungen über Hängezweige erwähnte, plankonkave oder konvex-konkave Gestalt der letzten Tracheïden eines Jahrringes zusammen. Selten fehlen die Spättracheïden völlig.

Auch die zahlreichen Arbeiten Kanngießers über Alter und Dickenwachstum der Bäume und Sträucher sind hier z. T. einschlägig und dürfen nicht unerwähnt bleiben.

III. Lokale Hemmung der Nahrungszufuhr.

Hatten wir es im vorangehenden Abschnitt mit einer sich auf das ganze pflanzliche Individuum erstreckenden mangelhaften Ernährung zu tun, so kommen wir nunmehr zu Fällen mehr lokaler Unterernährung. Diese kann sich einmal auf die in den grünen Blättern erzeugten Assimilaten beziehen, oder auch auf eine mangelhafte Zufuhr anorganischer Nahrung. Der erste Fall kommt durch Einschnürung und Ringelung von Sproßteilen, der zweite durch Verminderung des Wurzelvermögens zustande.

1. Einschnürung.

Die Wirkung der Einschnürung auf die Jahrringbildung konnte an einer jungen Fichte untersucht werden, die infolge ihres Dicken-

wachstums einen enganliegenden Etikettendraht umwachsen und so sich selbst eingeschnürt hatte. Dadurch wurde der Hauptsproß verändert, wie es Fig. 23 zeigt. Zur mikroskopischen Untersuchung wurden folgende Schnittserien gemacht:

a) Oberhalb der Einschnürung, wo ein sehr gesteigerter Zuwachs stattgefunden hatte, da die von den zahlreichen Assimilationsorganen erzeugten Assimilaten nur bis zur Einschnürungsstelle hatten wandern können.

b) Unterhalb der Einschnürung, aber über den untersten Ästen; diesem Stück war also weder von den obern noch untern Ästen Nahrung zugekommen.

c) Unterhalb der tiefsten Äste (auf der Figur nicht mehr sichtbar); diesem Teil konnte eventuell noch von den allerdings schlecht benadelten, stark unterdrückten 4 untersten Zweigen Nahrung zugeführt werden.

Mit Hilfe eines Frostringes, der sich zufällig vorfand und sich in einem Jahr gleichmäßig im ganzen Stammstück ausgebildet hatte, wurde konstatiert, daß im Jahre des Auftretens des Frostringes (1905) die Einschnürung anfing, wirksam zu werden, sodaß unterhalb derselben die Ringbreite in diesem Jahre nur $^1/_4$ der normalen betrug, wobei allerdings zu bedenken ist, daß Jahrring 1905 oberhalb der Einschnürung eben dadurch besonders gut ernährt wurde. Andererseits ist natürlich nachträglich nicht mehr zu entscheiden, wieviel von dem Jahreszuwachs 1905 unter der Einschnürung auf Rechnung der noch von oben zufließenden Assimilaten, wieviel auf Rechnung der im Sproßteil angesammelten Reservestoffe zu setzen ist. Daß letztere in diesem Jahr völlig aufgebraucht und nicht mehr erneuert wurden, beweist das vollständige Fehlen des Jahrringes 1906, der oberhalb der Einschnürung ebenfalls sehr stark entwickelt ist. Zwischen den Schnitten bei b und c konnte kein wesentlicher Unterschied erkannt werden, was wohl begreiflich ist, wenn man die dünnbenadelten und infolge von Unterdrückung wohl nur schwach assimilierenden untersten Zweige betrachtet, deren Produktion an Assimilaten vielleicht kaum zur eigenen Ernährung genügt.

Fig. 23. Fichte, die infolge Einschnürung durch einen Etikettendraht im unteren Teil keinen Zuwachs mehr bildete.

Von Interesse ist die Erzeugung einer sehr starken Rinde oberhalb der Einschnürung und zwar nicht nur unmittelbar über derselben, sondern noch in einer Entfernung von 10 cm darüber. Hier beträgt die Rindenbreite 1,8—2,2 mm, unterhalb der Einschnürung aber nur 0,2—0,6 mm (im Durchschnitt etwa 0,25 mm). Sicherlich ist der starke, plötzlich gestaute Assimilationsstrom der Grund für die Ausbildung dieser so abnorm starken Rinde, wie wir dies ja auch an der Rinde der Birken-Stützleisten konstatieren konnten.

2. Ringelung.

Ringelungen sind schon in solcher Menge vorgenommen und ihre Wirkungen so ausführlich beschrieben worden, daß es überflüssig erscheinen dürfte, hier ausführlich darauf einzugehen. Für unser Thema am wichtigsten ist Hartigs[1]) geringelte Gabelkiefer mit ruhendem Cambium der einen Seite.

Durch Ringelung wird der Assimilatenstrom plötzlich unterbrochen und der unterhalb der geringelten Stelle liegende Sproßteil kann deshalb von oben keine Nahrung mehr erhalten; er ist lediglich auf die unterhalb der Ringelung erzeugten Assimilaten und auf die noch vorhandenen Reservestoffe angewiesen. Sind letztere erschöpft und erstere so gering, daß sie nur noch zur Ernährung der Seitensprosse, an denen die Assimilationsorgane stehen, genügen, oder fehlen solche überhaupt unterhalb der Ringelung, dann findet kein Zuwachs an diesem Sproßteil mehr statt. Oberhalb der Ringelung ist die Jahrringbildung nicht selten wesentlich verstärkt.

Werden Äste nur zur Hälfte geringelt, so ist der Zuwachs auf der geringelten Seite sehr gering, während die nicht geringelte Hälfte einen mehr als normalen Zuwachs aufweist. Diese Zuwachsminderung resp. -Verstärkung ließ sich an einer zur Hälfte geringelten *Populus balsamea* weit hinauf über die Ringelstelle verfolgen. Die folgenden Zahlen machen dies deutlich:

In einer Entfernung von der geringelten Stelle von 7,5, 20, 36, 52 cm beträgt die Jahrringbreite des Ringelungsjahres (1907) bezw. 3,2, 8,9, 3,0, 2,9 mm senkrecht über der geringelten Hälfte und 5,2, 3,8, 3,4, 3,2 mm senkrecht über der nicht geringelten Hälfte.

Vollständig geringelte Exemplare von *Populus balsamea* bildeten interessanterweise sog. Doppelringe aus. Daß hiefür die Ringelung auch wirklich die Veranlassung bildete, geht aus folgendem hervor: Es waren Exemplare am 1. und 15. Mai und am 1. Juni 1907 geringelt worden; je nach der Zeit der Ringelung nun war der innere

[1]) Lehrbuch der Anatomie und Physiologie (1891) und Allgem. Forst- und Jagdztg. LXV (1891), Heft 11 und 12.

Scheinring von geringer Breite oder betrug bei den am 1. Juni geringelten Exemplaren fast die Hälfte des ganzen Jahreszuwachses. Das seiner Rinde beraubte Stammstück selbst gab dabei gute Anhaltspunkte; für dieses war der Zuwachs nach der Ringelung natürlich nur mehr durch Verbrauch der in dem kurzen Stück angesammelten Reservestoffe noch möglich und deshalb äußerst gering. Daher konnte man ziemlich sicher bestimmen, wie viel bereits zur Zeit der Ringelung zugewachsen war, und es ergab sich deutlich, daß zur Zeit dieses Eingriffes die Spätholzzone, die den Doppelring veranlaßte, entstanden sein mußte. Nicht geringelte, gleichalterige Exemplare von *P. balsamea*, die vorsichtshalber untersucht wurden, wiesen keine Spur von Doppelringen auf.

Das Auftreten von Doppelringen wurde früher vielfach bestritten, seit längerer Zeit aber ist die Tatsache, daß sowohl natürliche Vorgänge (Insektenfraß etc.), sowie künstliche Eingriffe des Menschen (Entlaubung etc.) die Bildung von Spätholz inmitten des Frühholzes veranlassen können[1]), allgemein anerkannt. Daß auch Ringelung die Bildung von Doppelringen verursachen kann, wurde meines Wissens bisher noch nicht beobachtet. Übrigens erstreckt sie sich nicht nur auf die nahe der geringelten Stelle gelegenen Sproßteile, sondern konnte noch in bedeutender Entfernung von dieser konstatiert werden. Auch durch Frost können nach Hartig[2]) Doppelringe entstehen, doch beruht in diesem Fall die Abgrenzung von dem zuerst gebildeten Gewebe nicht auf Spätholzerzeugung, sondern auf einer mehr oder weniger starken Verzerrung der Zellen infolge der Eisbildung. Man wird deshalb gut tun, Frostringe, wie sie auch heißen, nicht den Doppelringen zuzuzählen, wie vielfach geschieht.

3. Verminderung des Wurzelvermögens.

Während wir es bei der Einschnürung und Ringelung primär mit einer Hemmung des Assimilatenstroms zu tun haben, die die Unterernährung der unterhalb der geringelten Stelle gelegenen Sproßteile veranlaßt und erst sekundär durch mangelhafte Ernährung der Wurzeln auch eine Verminderung des Wurzelvermögens in Betracht kommt, gibt es auch Fälle, in denen diese die direkte Ursache für schlechte Ernährung sein kann, z. B. bei starken Verletzungen der Wurzeln.

Auch ungünstige Bodenbeschaffenheit kann das Wurzelvermögen stark beeinträchtigen. In einem lichten, alten vorzüglich

---

[1]) Kny, „Über die Verdoppelung des Jahrringes.“ Verh. des bot. Vereins der Prov. Brandenburg (1879).

[2]) Doppelringe als Folge von Spätfrost. Forstl. Naturw. Zeitschr. (1895) 1. Heft.

gewachsenen Fichtenbestand bei Grafrath unweit München zeigten die jungen, auf natürlichem Wege entstandenen Fichtenpflänzchen im Alter von 6—10 Jahren ein ganz auffallend schlechtes Wachstum. Der Durchmesser einer Reihe solcher Pflanzen beträgt 1—1,8 mm (ohne Bast und Rinde), die durchschnittlich jährliche Ringbreite also 0,09—0,15 mm. Auch der Höhenzuwachs dieser Fichtenpflanzen war sehr gering, im Mittel pro Jahr nur etwa 1,5 m. Diese Verhältnisse erklären sich dadurch, daß der Boden aus einer ca. 10 cm starken, jährlich austrocknenden Humusschicht besteht, unter der ein guter Rohboden liegt. So lange die Wurzeln der jungen Fichten ihren Wasser- und Nahrungsbedarf aus der wasserarmen Humusschicht zu decken gezwungen sind, muß ihr Cambium hungern, erst mit dem

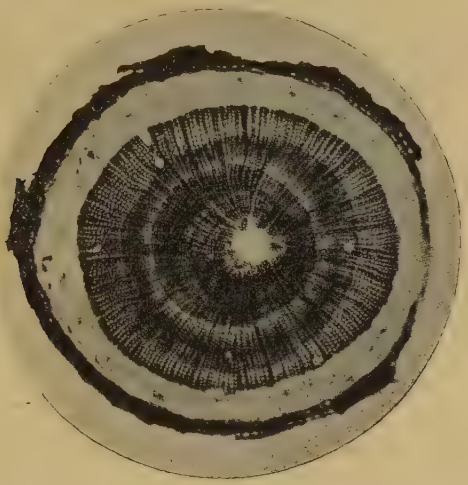

Fig. 24. Querschnitt durch eine sehr gering zugewachsene Fichtenpflanze. Der verletzte Jahrring setzt links oben beim Harzkanal aus. $^{50}/_{1}$.

Eindringen der Wurzeln in den Rohboden kann der normale Zuwachs zustande kommen.

In Fig. 24 ist der Querschnitt durch eine solche achtjährige Pflanze bei schwacher Vergrößerung dargestellt. Man sieht deutlich die schmalen, z. T. stark exzentrischen Jahrringe. Der vorletzte (7.) Jahrring setzt, wie gut sichtbar, links oben beim Harzkanal aus. Diese Stelle ist in Fig. 25 stärker vergrößert gezeichnet. Auf der rechten Seite der Zeichnung sieht man das Frühholz des letzten (8.) Jahrrings, darunterliegend den 7. Jahrring mit 2 Spät- und 1 Frühholzzelle, sodann Jahrring 6 und 5, während auf der linken Seite nur das Frühholz des Jahrings 8, Jahrring 6 und 5 noch sichtbar

sind. Verfolgt man Jahrring 7, so findet man trotz seines unregelmäßigen Verlaufs, daß er beim Sekundärmarkstrahl a aufhört; die mutmaßlich letzte Zelle ist mit einem × gekennzeichnet. Die Spättracheiden waren auch in den aus wenigen Zellen bestehenden Ringen normal verdickt, trotzdem es sich in unserm Fall um sehr mangelhafte Ernährung handelt. Überhaupt konnte bei schlecht ernährten Jahrringen von Fichte und Tanne in der Mehrzahl der Fälle das Fehlen von verdickten Spätholzzellwänden, das Hartig hervorhebt, nicht konstatiert werden, während es bei sehr schmalen Kiefernjahrringen fast die Regel zu sein scheint, was auch Rosenthal betont[1]).

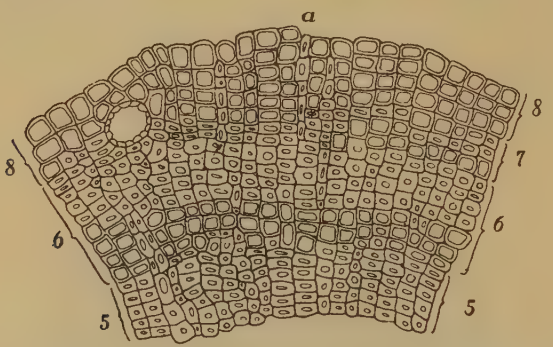

Fig. 25. Stärker vergrößerte Darstellung des Aussetzens eines Jahrringes von Fig. 24. Rechts Spätholz des Jahrrings 5, Jahrring 6 und 7, Frühholz des Jahrrings 8. Links das nämliche mit Ausnahme von Jahrring 7, der fehlt. Beim Markstrahl a vermutlich die letzte mit einem × bezeichnete Zelle des Jahrrings 7.

Der Wechsel zwischen verdickten und nicht verdickten Spättracheïden bei *Juniperus nana* wurde bereits oben erwähnt.

Auffallend ist die in Fig. 24 sichtbare und an fast allen Exemplaren beobachtete Exzentrizität der Jahrringe, deren Grund nicht bekannt ist. Sie wird aber häufig im Laufe der folgenden Jahre wieder völlig ausgeglichen, indem an Stellen, wo die Ringe sehr schmal sind oder ganz aussetzen, im folgenden Jahr und auch noch fernerhin der Zuwachs ein stärkerer wird oder umgekehrt, wie in unserer Fig. 24, wo der Jahrring 7 an der Stelle aussetzt, die in den früheren Jahren einen relativ starken Zuwachs hatte. Durch diesen Wechsel im Zuwachs wird die zentrische Lage des Markes wieder angebahnt und auch die Kreisform wieder mehr oder weniger hergestellt. Ähnlich sind die Verhältnisse auch in Fig. 26 gelagert, wo nur die Jahrringgrenzen gezeichnet sind. Wie man sieht, hatte das 6jährige Fichten-

[1]) Schon Th. Hartig erwähnt in Bt. Ztg. (1862) S. 73 und 74 das Fehlen von Wandverdickungen beim Spätholz einer geringelten Kiefer.

pflänzchen, dessen Durchmesser kaum 1 mm betrug, seine Jahrringe während der 3 ersten Jahre nach allen Seiten hin ziemlich gleichmäßig entwickelt. Der Jahrring 4 ist aus einem unbekanntən Grund stark (in der Fig. nach unten) exzentrisch. Jahrring 5 zeigt nach Wegfall der Ursache des exzentrischen Wachstums von Jahrring 4, schon deutlich entgegengesetzte Exzentrizität, die bei Ring 6 so stark ist, daß bei a keine einzige Zelle mehr ausgebildet wurde. Die Kreisform des Querschnitts ist, wie man an der zum Vergleich

Fig. 26. Querschnitt durch eine 6jährige Fichtenpflanze mit stark exzentrischem Jahrring 4; Jahrring 5 ist in entgegengesetztem Sinn exzentrisch, ebenso Jahrring 6, der bei a aussetzt, sodaß die durch die gestrichelte Linie angedeutete Kreisform fast wieder hergestellt ist. $^{60}/_{1}$.

eingezeichneten, gestrichelten Kreislinie sieht, nunmehr fast wieder hergestellt.

Da ein ähnliches Verhalten im wesentlichen die sämtlichen Fichtenpflänzchen zeigten, muß man daraus folgern, daß, was ja längst bekannt, die Kreisform mit konzentrischen Jahrringen für unsere Bäume normal ist, ferner — und das ist meines Wissens noch nicht beachtet —, daß eine Störung dieses normalen Wachstums durch irgend welche äußeren Einflüsse späterhin, wenn diese nicht mehr wirksam, von der Pflanze wieder kompensiert werden kann. Ob dieses Ausgleichsbestreben weiter verbreitet ist, darüber wurden vorläufig keine Untersuchungen angestellt; doch scheinen die Arbeiten Ursprungs[1]) darzutun, daß ähnliche Erscheinungen auch beim

[1]) Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachsum an Stämmen und Ästen. Bot. Centralblatt, Beihefte XIX (1905) 1.

exzentrischen Wachstum infolge Krümmung vertikaler Stämme und vor allem infolge Heterotrophie der Seitensprosse auftreten, wobei Festigkeitsverhältnisse die Hauptrolle spielen. Aber in diesen Fällen bewirkt das Ausgleichsbestreben meist eine exzentrische Ausbildung des Holzkörpers, unterscheidet sich also ganz wesentlich in seiner Wirkung von unseren Ergebnissen, was ja wohl begreiflich ist, da die Voraussetzungen verschieden sind.

Fig. 27. Zweig von einem Rotbuchenhexenbesen mit vertikal verlaufender Rinnenbildung.

4. Besondere Fälle.

Hierher ist ein sehr merkwürdiger Buchenhexenbesen zu ziehen, der in der Längsrichtung verlaufende, rinnenförmige Vertiefungen aufweist, die in der Regel unterhalb einer Knospe oder eines Seitenzweiges ihren Anfang nehmen. Diese manchmal tiefen Rinnen können entweder ganz allmählig auslaufen oder auch plötzlich aufhören, manchmal auch mit Umgehung des nächstuntersten Seitenzweigansatzes sich noch weiter fortsetzen. Obwohl wir es auch hier mit einer Erscheinung zu tun haben, aus der die schon besprochene Anlage der Buche zur Rinnenbildung sich deutlich zeigt, mag doch diese auf pathologischer Einwirkung beruhende Bildung gesondert behandelt werden.

In Fig. 27 sehen wir einen Ast eines solchen Hexenbesens[1]), wobei die Rinnenbildung gut sichtbar hervortritt. An ganz jungen, 1—2jährigen Zweigen fehlten Rinnen in der Regel völlig, auch die anatomische Untersuchung zeigte nichts. Dagegen konnte an 3- und mehrjährigen Zweigen mikroskopisch mehrmals eine schwache Rinnenbildung beobachtet werden und zwar scheint der Beginn der anatomischen Veränderung durch eine lokal begrenzte, aber ziemlich bedeutende Hypertrophie des konzentrisch angeordneten Weichbastes einzutreten. Diese äußert sich in einer sackartigen Ausbuchtung gegen den Holzkörper zu, der dadurch in seinem Wachstum ganz bedeutend gehemmt wird. So zeigte ein 12jähriger Zweig mit tiefer Rinne an dieser Stelle nur einen 0,8 mm starken Holzkörper, während dieser

[1]) Siehe auch Nat. Zeitschr. für Land- und Forstwirtschaft, 2. Jahrgang, Heft 7.

an den übrigen Stellen 4—5 mm stark war. Im Durchschnitt beträgt die Jahrringbreite an normalen Stellen 0,3—0,4 mm, ist also schon an und für sich äußerst gering, was wohl mit der Hexenbesenbildung zusammenhängen mag. Noch viel geringer aber ist die Durchschnittsbreite eines Jahrringes an den Rinnen, die — wären alle Jahrringe wirklich vorhanden, — nach mehreren Messungen 0,06—0,08 mm betragen würde. Nun aber findet man bei starker Vergrößerung auch hier deutlich an den Rinnen aussetzende Jahrringe, oder vielmehr Bildung von Spätholzbändern durch fast vollständiges Ver-

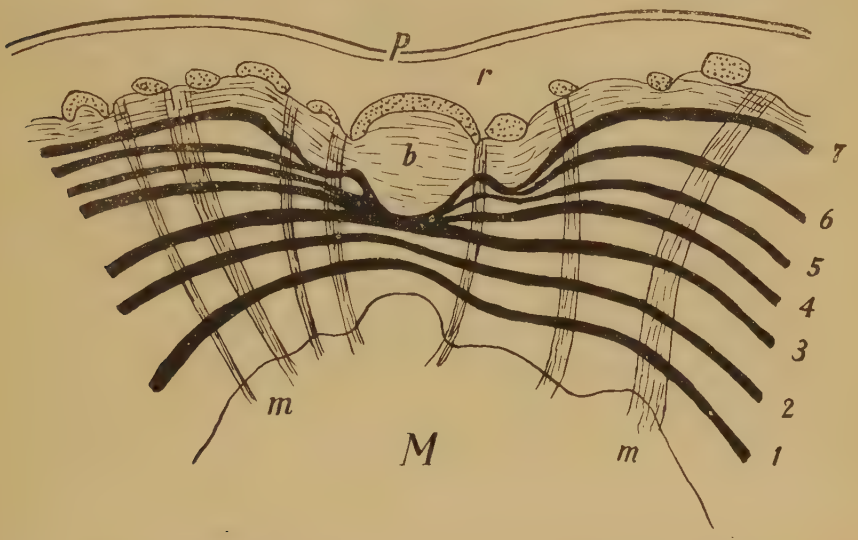

Fig. 28. Querschnitt durch eine Rinnenstelle des Buchenhexenbesens. p = Periderm; r = Rinde; b = Bast; m = Markstrahl; M = Mark. Spätholz der Jahrringe schwarz.

schwinden allen Frühholzes wenigstens auf eine kurze Strecke. Diese Verhältnisse sind etwas schematisch auf Fig. 28 dargestellt. Von den 7 sichtbaren Jahrringen, deren Spätholzzonen schwarz gehalten sind, laufen 4 und das Spätholz des 5. an der Rinnenstelle, wo die sackartige Ausbuchtung des Weichbastes auftritt, in ein Spätholzband zusammen, das nur von wenigen, unregelmäßig eingestreuten Frühholzzellen unterbrochen ist. Es zeigt also auch diese Erscheinung in ihren anatomischen Befunden Analoga zu den früher besprochenen Fällen.